Forçage environnemental et prédateurs marins endothermes de l'Océan Austral: effets des changements climatiques récents et des pêcheries industrielles sur les populations

Christophe Barbraud

▶ **To cite this version:**

Christophe Barbraud. Forçage environnemental et prédateurs marins endothermes de l'Océan Austral: effets des changements climatiques récents et des pêcheries industrielles sur les populations. Sciences de l'environnement. Université Paul Sabatier - Toulouse III, 2010. tel-00770926

HAL Id: tel-00770926
https://theses.hal.science/tel-00770926

Submitted on 7 Jan 2013

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Université Paul Sabatier Toulouse III – Sciences écologiques, vétérinaires, agronomiques et bio ingénieries

Document de synthèse en vue de l'obtention de l'Habilitation à Diriger des Recherches

Forçage environnemental et prédateurs marins endothermes de l'Océan Austral

Effets des changements climatiques récents et des pêcheries industrielles sur les populations

Présenté par

Christophe BARBRAUD

Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, Centre National de la Recherche Scientifique
79360 Villiers en Bois, France

2009

Sommaire

Remerciements Page 3

A Présentation du candidat 4

1. Synopsis 5

2. Curriculum vitae 6

B Synthèse des activités de recherche 17

Première partie 19

1. Un monde changeant 19

2. Ça s'accélère 23

3. Changements globaux et populations 26

4. Les prédateurs marins comme intégrateurs de variabilité 29

5. Terra Incognita 32

Deuxième partie 35

6. L'Océan Austral et les prédateurs marins endothermes 35

6.1. L'Océan Austral et sa variabilité 35

6.2. Les prédateurs marins endothermes de l'Océan Austral 41

7. Sites d'études, données et approches analytiques 45

7.1. Les sites d'études 45

7.2. Les données 46

7.3. L'approche méthodologique 52

7.4. L'approche statistique 53

8. Changements démographiques 54

8.1. Les effets du climat 54

8.2. Les effets de la pêche 70

8.3. Dynamique des populations et scénarios 75

9. Autres changements 80

9.1. Changements phénologiques 80

9.2. Changements de distribution 82

Troisième partie 84

10. Et ensuite ? 84

10.1. Densité-dépendance et synergies entre facteurs 85

10.2. Impact des évènements extrêmes 86

10.3. Dispersion chez les oiseaux marins 87

10.4. Hétérogénéité individuelle et comportement 87

10.5. Relations prédateurs-proies 88

10.6. Développement de suivis à long terme 88

Références citées 90

Sélection de 5 publications importantes 115

Remerciements

C'est avec grand plaisir, avant de commencer ce mémoire, que j'écris cette page de remerciements qui illustre combien le travail d'un chercheur contemporain nécessite une intégration dans une équipe de collaborateurs, d'étudiants et de réseaux nationaux et internationaux de partenaires. En premier lieu je voudrais remercier Henri Weimerskirch, témoin de la continuité de mon activité de travail de terrain tout d'abord, d'étudiant ensuite, puis de chercheur depuis 2002. J'ai beaucoup appris du métier de chercheur auprès de lui de part sa clarté d'esprit, sa détermination et son encadrement stimulant. Je remercie aussi Pierre Jouventin pour son dynamisme, pour m'avoir fait confiance en tant qu'assistant de terrain en Terre Adélie, puis comme thésard au Centre d'Etudes Biologiques de Chizé qu'il dirigeait alors.

Je tiens vivement à remercier les personnes ayant aimablement accepté d'être membres de ce jury d'HDR : Dominique Berteaux titulaire de la Chaire de Recherche en Conservation des Ecosystèmes Nordiques de l'Université du Québec à Rimouski, Emmanuelle Cam et Christophe Thébaud du Laboratoire Evolution et Diversité Biologique de l'Université Paul Sabatier à Toulouse, Dominique Pontier du Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive de Lyon (CNRS), Jean Clobert de la Station d'Ecologie Expérimentale de Moulis (CNRS), et Roger Pradel du Centre d'Etudes Fonctionnelles et Evolutives de Montpellier (CNRS).

Une pensée particulière s'adresse à la Station Biologique de la Tour du Valat pour un accueil formidable et des souvenirs impérissables. Merci à Luc Hoffmann, à Alan Johnson et Heinz Hafner ornithologues hors pair auprès desquels j'ai énormément appris et découvert les merveilles cachées de la Camargue, à Robert Bennetts pour des discussions passionnantes. Ces remerciements s'adressent également à Yves Kayser, Nicolas Sadoul, Anthony Olivier, Katia Lombardini, Christophe Tourenq, Pierre Defos du Rau, Michel Lepley, André Mauchamp, Raphaël Mathevet, ainsi qu'aux Marais du Vigueirat.

Merci aussi à Jim Nichols de l'USGS Patuxent Wildlife Research Center pour m'avoir accueilli pendant quelques mois et auprès duquel les méthodes de capture marquage recapture *paraissent* étonnamment triviales. Je tiens particulièrement à remercier Thierry Micol grâce auquel j'ai pu découvrir pour la première fois les îles subantarctiques françaises et qui m'a offert une possibilité de financer ma thèse, ainsi qu'Olivier Chastel pour m'avoir fait partager sa passion pour les oiseaux marins dès mon arrivée à Chizé. Merci à Marie Sherwood qui m'a fait découvrir le monde de la recherche sous un autre angle que l'écologie. Je remercie vivement Hervé Lormée de l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage de Chizé pour des discussions passionnantes et stimulantes lors des cafés matinaux, ainsi que Jean-Marie Boutin.

Un mémoire d'habilitation ne saurait être soutenu sans la confiance que place les étudiants en nous pour l'encadrement de leurs travaux. Je voudrais donc remercier Stéphanie Jenouvrier, Marie Nevoux, Virginie Rolland et Clara Péron qui ont effectué leur thèse (ou une partie) avec moi, Eric Poncelet, Marie Nevoux, Thomas Barreau, Maureen Gerondeau, Alexandre Martin et Guillaume Souchay dans le cadre de leur DEA ou Master. Sébastien Noir et Cédric Marteau pour leurs travaux originaux dans le cadre de diplômes de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes. Je tiens à remercier toutes et tous mes collègues chercheurs, ingénieurs, techniciens et étudiants du Centre d'Etudes Biologiques de Chizé ainsi que les membres de l'équipe Oiseaux et Mammifères Marins pour l'atmosphère stimulante et conviviale qu'elles et ils y font régner. Je remercie également mes collègues de l'équipe Biométrie et Biologie des Populations du Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive avec lesquels j'ai pu développer des collaborations stimulantes et fructueuses.

Je remercie ma famille pour son intérêt et son soutien constants. Merci enfin à Karine qui m'a beaucoup aidé et pour sa tolérance.

A

Présentation du candidat

1

Synopsis

Fonction actuelle :

Chargé de recherche (1ère classe)
Centre d'Etudes Biologiques de Chizé – UPR 1934 CNRS

Thématiques de recherche :

- Influence des changements globaux sur la dynamique des populations
- Coûts de la reproduction chez les espèces longévives et variabilité environnementale
- Méthodes d'estimation de l'abondance des oiseaux marins

Nombre d'étudiants de troisième cycle encadrés ou co-encadrés : 13, dont 9 masters et 4 thèses, auteurs ou co-auteurs de 17 articles.

Articles publiés ou sous presse : 74 dont 31 en premier auteur

Revue	Facteur d'impact (2007)	Nombre
Nature	28.751	2
PNAS	9.598	3
Biological Reviews	8.833	1
Ecology	4.822	3
J. of Applied Ecology	4.220	2
Proceedings of the Royal Society B	4.112	2
J. of Evolutionary Biology	3.920	1
J. of Animal Ecology	3.747	7
Ecological Applications	3.571	1
Biological Conservation	3.296	4
Oikos	3.136	4
Oecologia	2.973	1
J. of Experimental Biology	2.972	1
Animal Behaviour	2.752	1
General and Comparative Endocrinology	2.562	1
Marine Ecology Progress Series	2.546	1
Animal Conservation	2.495	2
J. of Avian Biology	2.381	4
Polar Biology	1.734	6
Biometrics	1.714	1
Condor	1.448	3
Antarctic Science	1.265	4
Ibis	1.219	4
Environmental Conservation	1.143	1
CCAMLR Science	1.115	1
Australian Journal of Zoology	1.084	1
Ardea	1.076	1
Emu	0.973	1
Bird Study	0.880	2
J. of Field Ornithology	0.737	1
Waterbirds	0.497	3
J. of Marine Biological Association of UK	?	1
J. of Cetacean Research and Management	?	1
Animal Biodiversity and Conservation	?	2

Curriculum vitae

Christophe Barbraud
Né le 2 Mars 1970
Nationalité Française

Centre National de la Recherche Scientifique
Centre d'Etudes Biologiques de Chizé
79360 Villiers en Bois
Tel : 05 49 09 96 14. Fax : 05 49 09 65 26
barbraud@cebc.cnrs.fr

1. FORMATION SCOLAIRE ET UNIVERSITAIRE :

1999 : Doctorat de l'Université François Rabelais de Tours, option Ecologie.
Thèse «Aspects écologiques et évolutifs de la variation de la taille corporelle chez le Pétrel des neiges, *Pagodroma nivea*. » soutenue le 07.06.1999, mention très honorable avec les félicitations du jury : Jérôme Casas (Professeur Université de Tours, Examinateur), Georges Périquet (Professeur Université de Tour, Président), Jean-Michel Gaillard (Directeur de recherche CNRS Lyon, rapporteur), Paul Isenmann (Directeur de recherche CNRS Montpellier, rapporteur), Pierre Jouventin (Directeur de recherche CNRS Chizé, co-directeur), Henri Weimerskirch (Directeur de recherche CNRS Chizé, co-directeur).
1995 : Diplôme d'Etudes Approfondies de l'Université François Rabelais de Tours, option Biologie des Populations et Eco-Ethologie.
1992 : Diplôme d'Ingénieur de l'Ecole Nationale du Génie de l'Eau et de l'Environnement de Strasbourg.

2. EXPERIENCES PROFESSIONNELLES:

Janvier 2002 – Actuellement: Chargé de recherche au Centre d'Etudes Biologiques de Chizé (CNRS), équipe Prédateurs Marins (http://www.cebc.cnrs.fr/Fr_taaf/fr_index.html).
Mars-Avril 2001 : Post-doctorat au U. S. Geological Survey, Patuxent Wildlife Research Center, USA ; Modélisation de la dynamique coloniale à l'aide des modèles de capture-recapture.
Janvier-Décembre 2001: Financement de la Société de Secours des Amis des Sciences (suite au classement au concours CR2 du CNRS en 2000) à la Station Biologique de la Tour du Valat ; Modélisation de la dynamique et conservation de la métapopulation de Flamants rose en Méditerranée; Variations environnementales et dynamique des populations d'oiseaux.
Avril 1999 – Décembre 2000: Chercheur contractuel à la Station Biologique de la Tour du Valat ; Dynamique de population et biologie de la conservation du Héron pourpré *Ardea purpurea* et du Flamant rose *Phoenicopterus ruber* .
Décembre 1997-Janvier 1998 et Décembre 1998 : Chargé de mission en ornithologie ; Premières prospections ornithologiques de la côte de Terre Adélie et de la Terre du Roi George V, Antarctique et évaluation des populations d'oiseaux marins.
Janvier 1997-Avril 1997 : Ornithologiste contractuel ; Programme de restauration de l'île Saint Paul, Océan Indien par éradication d'espèces introduites.
Juillet 1995-Août 1995 : Assistant de recherche ; Evaluation des effectifs d'oiseaux marins et de cétacés en Atlantique nord.

3. RESPONSABILITES ADMINISTRATIVES :

2007 – Actuellement : Membre titulaire de la commission de spécialistes « Biologie des Populations et Ecologie » du Muséum National d'Histoire Naturelle.

4. PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES :

Articles scientifiques publiés dans des revues de rang A

Poncelet, E., **Barbraud, C.** & Guinet, C. Sous presse. Population dynamics of killer whales in Crozet Archipelago, southern Indian Ocean: exploiting opportunistic and protocol-based photographs in a mark-recapture study. ***Journal of Cetacean Research and Management***.

Barbraud, C., Delord, K., Marteau, C. & Weimerskirch, H. 2009. Estimates of population size of white-chinned petrels and grey petrels at Kerguelen Islands and sensitivity to fisheries. ***Antarctic Science*** 12 : 258-265.

Eraud, C., Boutin, J.-M., Rivière, M., Brun, J**., Barbraud, C.** & Lormée, H. 2009. Survival of turtle doves, *Streptopelia turtur*, in relation to western Africa environmental conditions. ***Ibis*** 151 : 186-190

Verborgh, P., de Stephanis, R., Pérez, S., Jaget, Y., **Barbraud, C.** & Guinet, C. 2009. Survival rate, abundance and residency of long-finned pilot whales in the Strait of Gibraltar. Marine Mammal Science. DOI: 10.1111/j.1748-7692.2008.00280.x

Martin, T., Poncet, S., **Barbraud, C.**, Foster, E., Fretwell, P. & Rothery, P. 2009. The white-chinned petrel (*Procellaria aequinoctialis*) on South Georgia: population size, distribution and global significance. ***Polar Biology*** 32 : 655-661.

Rolland, V., **Barbraud, C.** & Weimerskirch, H. 2009. Assessing the impact of fisheries, climate change disease on the dynamics of the Indian Yellow-nosed Albatross. ***Biological Conservation*** 142 : 1084-1095.

Jenouvrier, S., Caswell, H., **Barbraud, C.**, Holland, M., Stroeve, J. & Weimerskirch, H. 2009. Demographic models and IPCC climate projections predict the decline of an emperor penguin population. ***Proceedings of the National Academy of Sciences USA*** 106 : 1844-1847.

Connan, M., Mayzaud, P., Trouvé, C., **Barbraud, C.** & Cherel, Y. 2008. Inter-annual dietary changes and demographic consequences in breeding blue petrels from Kerguelen Islands. ***Marine Ecology Progress Series*** 373 : 123-135.

Nevoux, M., Barbraud, J.-C. & **Barbraud, C.** 2008. Non-linear relationships between climate and vital rates in a migratory white stork population. ***Journal of Animal Ecology*** 77: 1143-1152.

Barbraud, C., Marteau, C., Ridoux, V., Delord, K. & Weimerskirch, H. 2008. Demographic response of a population of white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* to climate and longline fishery bycatch. ***Journal of Applied Ecology*** 45: 1460-1467.

Grosbois, V., Gimenez, O., Gaillard, J.-M., Pradel, R., **Barbraud, C.**, Clobert, J., Moller, A.P. & Weimerskirch, H. 2008. Assessing the impact of climate variation on survival in vertebrate populations. ***Biological Reviews*** 83: 357-399.

Delord, K., Besson, D., **Barbraud, C**. & Weimerskirch, H. 2008. Population trends in a community of large Procellariiforms of Indian Ocean: potential effects of environment and fisheries interactions. ***Biological Conservation*** 141 : 1840-1856.

Barbraud, C., Weimerskirch, H., Bost, C.-A., Forcada, J., Trathan, P. & Ainley, D. 2008. Are king penguin populations threatened by Southern Ocean warming? ***Proceedings of the National Academy of Sciences USA*** 105: E38. doi:10.1073/pnas.0802013105.

Si Bachir, A., **Barbraud, C.**, Doumandji, S. & Hafner, H. 2008. Nest site selection and breeding success in an expanding species, the Cattle egret *Bubulcus ibis*. ***Ardea*** 96: 99-107.

Barbraud, C. & Cotté, C. 2008. Paradigms need hypothesis testing: no evidence for top-down forcing on Adélie and emperor penguin populations. ***Antarctic Science*** 20: 391-392.

Nevoux, M., Barbraud, J.-C. & **Barbraud, C.** 2008. Breeding experience and demographic response to environmental variability in the White Stork. ***Condor*** 110: 55-62.

Rolland, V., **Barbraud, C.** & Weimerskirch, H. 2008. Combined effects of fisheries and climate on a migratory long-lived marine predator. ***Journal of Applied Ecology*** 45: 4-13.

Balkiz, O., Dano, S., **Barbraud, C.**, Tekin, S., Ozesmi, U., Dundar M. & Béchet A. 2007. Sexing Greater flamingo chicks from feather bulb DNA. ***Waterbirds*** 30: 450-453.

Jiguet, F., Robert, A., Micol, T. & **Barbraud, C.** 2007. Quantifying stochastic and deterministic threats to island seabirds : last endemic prions face extinction from falcon peregrinations. ***Animal Conservation*** 10: 245-253.

Nevoux, M., Weimerskirch, H. & **Barbraud, C**. 2007. Environmental variation and experience-related differences in the demography of the long-lived black-browed albatross. ***Journal of Animal Ecology*** 76: 159-167.

Gerondeau, M., **Barbraud, C.**, Ridoux, V. & Vincent, C. 2007. Abundance estimate and seasonal patterns of grey seal (*Halichoerus grypus*) occurrence in Brittany, France, as assessed by photo-identification and capture-mark-recapture. ***Journal of Marine Biological Association of United Kingdom*** 87: 365-372.

Barbraud, C. & Weimerskirch, H. 2006. Antarctic birds breed later in response to climate change. ***Proceedings of the National Academy of Sciences USA*** 103: 6248-6251.

Barbraud, C. & Delord, K. 2006. Population census of blue petrels *Halobaena caerulea* at Kerguelen Islands. ***Antarctic Science*** 18: 199-204.

Angelier, F., **Barbraud, C.**, Lormée, H., Prud'homme, F. & Chastel, O. 2006. Kidnapping of chicks in Emperor penguins: a hormonal product? ***Journal of Experimental Biology*** 209: 1413-1420.

Jenouvrier, S., **Barbraud, C.** & Weimerskirch, H. 2006. Sea ice affects the population dynamics of Adélie penguins in Terre Adélie. ***Polar Biology*** 29: 413-423.

Weimerskirch, H., Le Corre, M., Marsac, F., **Barbraud, C.**, Tostain, O. & Chastel, O. 2006. Postbreeding movements of frigatebirds tracked with satellite telemetry. ***Condor*** 108: 220-225.

Saether, B.-E., Grøtan, V., Tryjanowski, P, **Barbraud, C.**, Engen, S & Fulin, M. 2006. Climate and spatio-temporal variation in the population dynamics of a long-distance migrant, the white stork. ***Journal of Animal Ecology*** 75: 80-90.

Beauplet, G., **Barbraud, C.**, Dabin, W., Küssener, C. & Guinet, C. 2006. Age-specific survival and reproductive performances in female subantarctic fur seals: evidence of senescence and individual quality. ***Oikos*** 112: 430-441.

Gimenez, O., Crainiceanu, C., **Barbraud, C.**, Jenouvrier, S. & Morgan, B. J. T. 2006. Semiparametric regression in capture-recapture modelling. ***Biometrics*** 62 : 691-698.

Nevoux, M. & **Barbraud, C.** 2006. Relationhips between sea ice concentration, sea surface temperature and demographic traits of thin-billed prions. ***Polar Biology*** 29: 445-453

Delord, K., Gasco, N., Weimerskirch, H. & **Barbraud, C.** 2005. Seabird mortality in the Patagonian toothfish longline fishery around Crozet and Kerguelen Islanbds, 2001-2003. ***CCAMLR Science*** 12: 53-80.

Jenouvrier, S., **Barbraud, C.** & Weimerskirch, H. 2005. Long-term contrasted responses to climate of two Antarctic seabird species. ***Ecology*** 86 : 2889-2903.

Defos du Rau, P., **Barbraud, C.** & Mondain-Monval, J.-Y. 2005. Incorporating uncertainty into habitat selection analyses: application to a rare species, the Red-crested Pochard *Netta rufina*, and its conservation. ***Biological Conservation*** 125: 355-367.

Beauplet, G., **Barbraud, C.**, Chambellant, M. & Guinet, C. 2005. Interannual variations of post-weaning survival in subantarctic fur seals: influence of pup sex, growth rate, and environmental conditions. ***Journal of Animal Ecology*** 74: 1160-1172.

Chastel, O., **Barbraud, C.**, Weimerskirch, H.**,** Lormée, H., Lacroix, A**.** & Tostain, O. 2005. High levels of LH and testosterone in a tropical seabird with an elaborate courtship display. ***General and Comparative Endocrinology*** 140 **:** 33-40.

Jenouvier, S., Weimerskirch, H., **Barbraud, C.**, Park, Y. H. & Cazelles, B. 2005. Evidence of a shift in the cyclicity of Antarctic seabird dynamics linked to climate. ***Proceedings of the Royal Society B*** 272: 887-895.

Jenouvrier, S., **Barbraud, C.**, Cazelles, B. & **Weimerskirch, H.** 2005. Modelling population dynamics of seabirds: importance of the effects of climate fluctuations on breeding proportions. ***Oikos*** 108 : 511-522.

Barbraud, C. & Weimerskirch, H. 2005. Environmental conditions and breeding experience affect costs of reproduction in blue petrels. ***Ecology*** 86: 682-692.

Lormée, H., **Barbraud, C.** & Chastel, O. 2005. Reversed sexual size dimorphism and parental care in the Red-footed Booby (*Sula sula*). ***Ibis*** 147: 307-315.

Duriez, O., Eraud, C., **Barbraud, C.** & Ferrand, Y. 2005. Factors affecting population dynamics of Eurasian woodcocks wintering in France: assessing the efficiency of a hunting-free reserve. ***Biological Conservation*** 122: 89-97.

Barbraud, C. & Gélinaud, G. 2005. Estimating the sizes of large gull colonies taking into account nest detection probability. ***Waterbirds*** 28: 53-60.

Barbraud, C. & Weimerskirch, H. 2004. Modelling the effects of environmental and individual variability when measuring the costs of first reproduction. ***Animal Biodiversity and Conservation*** 27: 109-111.

Delord, K., **Barbraud, C.** & Weimerskirch, H. 2004. Long-term trends in the population size of king penguins at Crozet archipelago: environmental variability and density dependence? ***Polar Biology*** 27: 793-800.

Barbraud, C., Kayser, Y., Cohez, D., Gauthier-Clerc, M. & Hafner, H. 2004. Detection probability of nests of Squacco Herons in southern France. ***Journal of Field Ornithology*** 75: 172-175.

Barbraud, C. & Weimerskirch, H. 2003. Climate and density shape population dynamics of a marine top predator. ***Proceedings of the Royal Society B*** 207: 2111-2116.

Defos du Rau, P., **Barbraud, C.** & Mondain-Monval, J.-Y. 2003. Estimating breeding population size of the red-crested pochard (*Netta rufina*) in the Camargue (southern France) taking into account detection probability: implications for conservation. ***Animal Conservation*** 6: 379-385.

Inchausti, P., Guinet, C., Koudil, M., Durbec, J.-P., **Barbraud, C.**, Weimerskirch, H., Cherel, Y. & Jouventin, P. 2003. Interannual variability in breeding performances of seabirds in relation to oceanographic anomalies affecting the Crozet and the Kerguelen sectors of the Southern Ocean. ***Journal of Avian Biology*** 34 : 170-176.

Weimerskirch, H., Inchausti, P., Guinet, ,C. & **Barbraud, C.** 2003. Trends in bird and seal populations as indicators of a system shift in the Southern Ocean. ***Antarctic Science*** 15 : 249-256.

Jenouvrier, S., **Barbraud, C.** & Weimerskirch, H. 2003. Effects of climate variability on the temporal population dynamics of southern fulmars. ***Journal of Animal Ecology*** 72 : 576-587.

Barbraud, C., Johnson, A. R. & Bertault, G. 2003. Phenotypic correlates of post- fledging dispersal in a population of greater flamingos: the importance of body condition. ***Journal of Animal Ecology***72: 246-257.

Barbraud, C., Nichols, J. D., Hines, J. E. & Hafner, H. 2003. Estimating rates of local extinction and colonization in colonial species and an extension to the metapopulation and community levels. ***Oikos*** 101: 113-126.

Delord, K., Kayser, Y., **Barbraud, C.** & Hafner, H. 2003. Variability in breeding parameters of the Squacco Heron *Ardeola ralloides*. ***Bird Study*** 50 : 300-305.

Weimerskirch, H., Chastel, O., **Barbraud, C.** & Tostain, O. 2003. Frigatebirds ride high on thermals. ***Nature*** 421 : 333-334.

Barbraud, C., Lepley, M., Mauchamp, A. & Hafner, H. 2002. Reedbed selection and colony size of breeding Purple Herons *Ardea purpurea* in southern France. ***Ibis*** 144: 227-235.

Tourenq, C., **Barbraud, C.**, Sadoul, N., Sandoz, A., Lombardini, K., Kayser, Y. & Martin, J.-l. 2001. Does foraging habitat quality affect reproductive performance in the Little Egret (*Egretta garzetta*)?. ***Animal Biodiversity and Conservation*** 24: 1-10.

Barbraud, C. & Weimerskirch, H. 2001. Emperor penguins and climate change. ***Nature*** 411: 183-186.

Barbraud, C., Lepley, M., Lemoine, V. & Hafner, H. 2001. Recent changes in the diet and breeding parameters of the Purple Heron Ardea purpurea in southern France. ***Bird Study*** 48: 308-316.

Barbraud, C., Weimerskirch, H. 2001. Contrasted effects of the extent of sea-ice on the breeding performance of an Antarctic top predator, the Snow Petrel *Pagodroma nivea*. ***Journal of Avian Biology*** 32: 297-302.

Baker, S. C. & **Barbraud, C**. 2001. Foods of the South Polar Skua *Catharacta maccormicki* at Ardery Island, Windmill Islands, Antarctica. ***Polar Biology*** 24: 59-61.

Barbraud, C. & Mathevet, R. 2000. Is commercial reed harvesting comptatible with breeding purple herons *Ardea purpurea* in the Camargue, southern France. ***Environmental Conservation*** 27: 334-340.

Barbraud, C. 2000. Natural selection on body size traits in a long-lived species, the snow petrel. ***Journal of Evolutionary Biology*** 13: 81-88.

Barbraud, C., Lormée, H & LeNevé, A. 2000. Body size and determinants of laying date variation in the snow petrel *Pagodroma nivea.* ***Journal of Avian Biology*** 31: 295-302.

Barbraud, C., Mariani, A., Ruchon, L. & Jouventin, P. 2000. Sex and body size related variation in call properties in the snow petrel (*Pagodroma nivea*). ***Australian Journal of Zoology*** 48: 421-430.

Barbraud, C., Weimerskirch, H., Guinet, C & Jouventin, P. 2000. Effect of sea-ice extent on adult survival of an Antarctic top predator : the snow petrel *Pagodroma nivea*. ***Oecologia*** 125: 483-488.

Weimerskirch, H., **Barbraud, C.** & Lys, P. 2000. Sex differences in parental investment and growth in the wandering albatross: fitness consequences. ***Ecology*** 81: 309-318.

Barbraud, C. 1999. Subspecies-selective predation of snow petrels by skuas. ***Oikos*** 86: 275-282.

Barbraud, C. & Barbraud, J. C. 1999. Is there age assortative mating in the European White Stork ? ***Waterbirds*** 22: 478-481.

Barbraud, C., Barbraud, J.C. & Barbraud, M. 1999. Population dynamics of the White Stork *Ciconia ciconia* in western France. ***Ibis*** 141: 469-479.

Barbraud, C. & Chastel, O. 1999. Early body condition and hatching success in the snow petrel *Pagodroma nivea*. ***Polar Biology*** 21: 1-4.

Barbraud, C., Delord, K.C., Micol, T. & Jouventin, P. 1999. First census of breeding seabirds between Cap Bienvenue (Terre Adélie) and Moyes Islands (King George V Land), Antarctica: new records for Antarctic seabird populations. ***Polar Biology*** 21: 146-150.

Barbraud, C., Weimerskirch, H., Robertson, G.G. & Jouventin, P. 1999. Size-related life history traits: insights from a study of snow petrels (*Pagodroma nivea*). ***Journal of Animal Ecology*** 68: 1179-1192.

Barbraud, C. & Baker, S. 1998. Fulmarine petrels and South Polar Skua *Catharacta maccormicki* populations on Ardery Island, Windmill Islands, Antarctica. ***Emu*** 98: 234-236.

Barbraud, C. & Chastel, O. 1998. Southern fulmars molt their primary feathers while incubating. ***Condor*** 100: 563-566.

Barbraud, C. & Jouventin, P. 1998. What causes body size variation in the Snow Petrel *Pagodroma nivea* ? ***Journal of Avian Biology*** 29: 161-171.

Jouventin, P, **Barbraud, C.** & Rubin, M. 1995. Adoption in the emperor penguin, *Aptenodytes forsteri*. ***Animal Behaviour*** 50: 1023-1029.

Articles scientifiques publiés dans d'autres revues

Barbraud, C., Cohez, D., Defos du Rau, P., Gauthier-Clerc, M., Gélinaud, G., Hafner, H., Kayser, Y. & Mondain-Monval, J.-Y. 2007. Importance de la prise en compte de la probabilité de détection lors de l'estimation de la taille des populations d'oiseaux d'eau. ***Falco*** 38 : 91-95.

Barbraud, C. 2006. Comment les espèces répondent… ***Espaces Naturels*** 15 : 11.

Wahl, R. & **Barbraud, C.** 2005. Dynamique de population et conservation du Balbuzard pêcheur *Pandion haliaëtus* en région Centre. ***Alauda*** 73 : 365-373.

Barbraud, C., Delord, K., Barbraud, J.-C. & Barbraud, M. 2003. Changements récents dans le régime alimentaire des poussins de Cigogne blanche en Charente-Maritime. ***Alauda*** 70: 437-444.

Barbraud, C. & Hafner, H. 2001. Variation des effectifs nicheurs de Hérons pourprés *Ardea purpurea* sur le littoral méditerranéen français en relation avec la pluviométrie sur les quartiers d'hivernage. ***Alauda*** 69: 29-36.

Barbraud, J.-C. & **Barbraud, C**. 2001. Un cas de nidification au sol de la Cigogne blanche *Ciconia ciconia* en Charente-Maritime, France. ***Alauda*** 69 : 319-320.

Jiguet, F., Chastel, O. & **Barbraud, C.** 1999. A hybrid South Polar x Brown Skua. ***Birding World***.

Barbraud, C. & Barbraud, J.C. 1997. Diet of chicks of White Storks *Ciconia ciconia* breeding in Charente-Maritime (France): the role of insects. ***Alauda*** 65: 259-262.

Barbraud, C. & Barbraud, J.C. 1995. First breeding attempt of the Lesser Whitethroat *Sylvia curruca* reported in Charente-Maritime (France). ***Alauda*** 63: 184.

Barbraud, J.C., **Barbraud C.** & Biron J. 1991. White Storks *Ciconia ciconia* breeding in Charente-Maritime (France). ***Alauda*** 59: 169-176.

Chapitres d'ouvrage et actes de colloques

Barbraud, C. Sous presse. Snow petrel. In: Riffenburgh, R. (ed.) Encyclopaedia of the Antarctic. New York: Routledge.

Zuur, A.F., **Barbraud, C.**, Ieno, E.N., Weimerskirch, H., Smith, G.M. & Walker, N. Sous presse. Estimating trends for Antarctic birds in relation to climate change. In: Zuur, AF, Ieno, EN, Walker, N & Smith, GM (eds). Analysis of ecological data using generalised linear mixed modelling and generalised additive mixed modelling. Springer.

Gimenez, O. & **Barbraud, C.** 2009. The efficient semi parametric regression modelling of capture recapture data : assessing the impact of climate on survival of two Antarctic seabird species. In: Thomson, DL, Cooch, EG & Conroy, MJ (eds.). Modelling demographic processes in marked populations. Environmental and Ecological Statistics 3: 43-58.

Barbraud, C. & Weimerskirch, H. 2006. Antarctic avian phenology and climate change. ***Journal of Ornithology*** 147: 25-25 S1.

Grosbois, V., Gaillard, J.-M., **Barbraud, C.**, Lambrechts, M., Clobert, J., Moller, A.P. & Lebreton, J.-D. 2006. Selecting the most relevant climate indices to identify and predict climate impacts on bird population. ***Journal of Ornithology*** 147: 25-25 S1.

Nevoux, M. & **Barbraud, C**. 2006. Do demographic responses to climate change depend on life history strategies? ***Journal of Ornithology*** 147: 25-25 S1.

Barbraud, C. & Weimerskirch, H. 2006. The trade-off between survival and reproduction in long-lived birds, and the role of individual quality. ***Acta Zoologica Sinica*** 52(S): 101-106.

Becker, P. H. & **Barbraud, C.** 2006. The role of high quality individuals in populations of long-lived birds. ***Acta Zoologica Sinica*** 52(S): 90.

Barbraud, C., Sadoul, N., Kayser, Y., Pineau, O. & Isenmann, P. 2004. Evolution du peuplement des oiseaux reproducteurs de Camargue dans les temps récents. In: Les oiseaux de Camargue et leurs habitats. Une histoire de cinquante ans 1954-2004. Isenmann P. Buchet-Chastel, Paris pp. 235-259.

Johnson, A. & **Barbraud, C**. 2004. Le flamant rose en Camargue. In: Les oiseaux de Camargue et leurs habitats. Une histoire de cinquante ans 1954-2004. Isenmann P. Buchet-Chastel, Paris pp. 123-146.

Barbraud, C. & Barbraud, J.-C. 2001. Colonisation, dynamique des populations et conservation de la Cigogne blanche *Ciconia ciconia* en Charente-Maritime (Centre-Ouest, France). ***Alauda*** 69 :159.

Barbraud, C. & Robertson, G. 2000. Prédation sélective selon la taille corporelle chez un oiseau marin Antarctique : le Pétrel des neiges. ***Alauda*** 67 : 341.

Barbraud, C., Barbraud, J. C & Barbraud, M. 2000. Dynamique de la population de Cigognes blanches *Ciconia ciconia* dans l'ouest de la France. ***Alauda*** 67 : 346

Barbraud, C. & Barbraud, J.C. 1994. Le Circaète Jean-le-Blanc. ***Nouvel Atlas des Oiseaux Nicheurs de France 1985-1989***. Société Ornithologique de France.

Barbraud, J.C. & **Barbraud, C.** 1991. The White Stork in Charente-Maritime. Dans ''Les Cigognes d'Europe'', Actes du Colloque International, Institut Européen d'Ecologie, Metz.

Rapports

Barbraud, C., Delord, K., Marteau, C. & Weimerskirch, H. 2006. Evaluation de l'impact des pêcheries sur les populations de pétrels à menton blanc et de pétrels gris aux iles Crozet et Kerguelen. Rapport final CNRS-Syndicat des Armements Réunionnais de Palangiers Congélateurs – TAAF – IPEV.

Delord, K., **Barbraud, C.**, Marteau, C. & Weimerskirch, H. 2006. Evaluation de l'impact de la pêche à la palangre sur les populations de pétrel à menton blanc de Crozet. Rapport CNRS-Syndicat des Armements Réunionnais de Palangiers Congélateurs – TAAF – IPEV, 43p.

Marteau, C., Delord, K., **Barbraud, C.** & Weimerskirch, H. 2005. Evaluation de l'impact de la pêche à la palangre sur les populations de pétrel à menton blanc et pétrel gris des îles Crozet et Kerguelen. Rapport CNRS-Syndicat des Armements Réunionnais de Palangiers Congélateurs – TAAF – IPEV, 23p.

Chastel, O., **Barbraud, C.** & Weimerskirch, H. 2003. Ecologie en mer, stratégie de reproduction et conservation des Frégates superbes (*Fregata magnificens*) de la Réserve Naturelle du Grand Connétable (Guyane française). Rapport final pour la DIREN Guyane, 27p.

Barbraud, C., Grillas, P. & Sadoul, N. 2001. The orientation of the research framework in ornithology at Station Biologique de la Tour du Valat for 2001-2005 and beyond. Rapport Tour du Valat.

Bennetts, R., Campredon, P. & **Barbraud, C.** 2000. Evaluation du projet : Suivi des colonies d'oiseaux d'eau du Parc National du Banc d'Arguin (République Islamique de Mauritanie) et formation d'homologues Mauritaniens. Rapport Tour du Valat et Fondation Internationale du Banc d'Arguin.

Barbraud, C. 1999. Aspects écologiques et évolutifs de la variation de la taille corporelle chez le Pétrel des neiges *Pagodroma nivea*. Thèse de Doctorat de l'Université François Rabelais de Tours.

Barbraud, C., Arnassant, S. & Grillas, P. 1999. Etude préliminaire pour le classement en Zone de Protection Spéciale (ZPS) du secteur Scamandre-Charnier, Camargue Gardoise. Rapport Tour du Valat - Centre de Découverte du Scamandre.

Rédaction de 19 rapports (40-50 pages) en 1998, 1999, 2003 et 2008 en collaboration avec l'A. M. B. E. concernant l'impact prévisible sur la faune et la flore de projets de renouvellement de lignes électriques H. T. et concernant la résorption des points sensibles avifaune en Poitou-Charentes.

Barbraud, C. 1995. Covariations de la taille corporelle et des traits d'histoire de vie chez le Pétrel des neiges *Pagodroma nivea*. D.E.A. de l'Université François Rabelais de Tours.

Barbraud, C. 1992. Etude de la dispersion des nutriments (N, P) dans les eaux de ruissellement surfaciques et souterraines à l'échelle d'un bassin versant. Mémoire pour l'obtention du diplôme d'ingénieur ENGEES.

Communications à des congrès internationaux et nationaux

Barbraud, C., Marteau, C., Ridoux, V., Delord, K. & Weimerskirch, H. Demographic response of a population of white-chinned petrels to climate and longline fishery. 4th International Albatross and Petrel Conference, Cape Town, South Africa. ***August 2008***. Communication orale.

Rolland, V., **Barbraud, C**. & Weimerskirch, H. Comparative demography of four southern albatross species in relation to fisheries and climate. 4th International Albatross and Petrel Conference, Cape Town, South Africa. ***August 2008***. Communication orale.

Péron, C., **Barbraud, C**., Besson, D., Delord, K. & Weimerskirch, H. Long term spatio-temporal changes in at-sea distribution of Procellariiformes along a latitudinal gradient in the Southern Inidian Ocean. 4th International Albatross and Petrel Conference, Cape Town, South Africa. ***August 2008***. Communication orale.

Delord, K., **Barbraud, C.**, Pinaud, D., Phillips, R. & Weimerskirch, H. Conservation of Southern Indian Ocean albatrosses and petrels: a global project on at sea distribution for French Southern Territories. 4th International Albatross and Petrel Conference, Cape Town, South Africa. ***August 2008***. Poster.

Louzao, M., **Barbraud, C**., Delord, K. & Weimerskirch, H. The feeding habitat of the wandering albatross. 4th International Albatross and Petrel Conference, Cape Town, South Africa. ***August 2008***. Poster.

Barbraud, C., Jenouvrier, S., Weimerskirch, H., Guinet, C., Bost, C., Chastel, O. & Cherel, Y. Ecological responses of Antarctic top predators to recent climate changes. Open Science Conference of the Scientific Committee on Antarctic Research (SCAR), Saint-Petersburg, Russia. ***July 2008***. Communication orale.

Nevoux, M., **Barbraud, C.**, Rolland, V., Jenouvrier, S. & Weimerskirch, H. Seabirds as indicators of global changes in the Southern Ocean: combined effects of climate changes and fisheries. 31st Annual meeting of the Waterbird Society, Barcelona, Spain. ***October 2007***. Communication orale.

Rolland, V., Barbraud, C. & Weimerskirch, H. Influence des changements climatiques et des pêcheries sur la dynamique des populations d'albatros. Journées du CNFRA, Paris. ***Octobre 2007***. Communication orale.

Rolland, V., Barbraud, C. & Weimerskirch, H. Assessing the impact of different theats on population dynamics of albatrosses. Colloque Buffon, Dijon. ***Septembre 2007***. Communication orale.

Jenouvrier, S., Caswell, H., **Barbraud, C.** & Weimerskirch, H. Stochastic demography and population viability: are emperor penguins marching toward their extinction? Ecological Society of America Conference, San Jose, California, USA. ***Août 2007***. Communication orale.

Nevoux, M., Forcada, J., **Barbraud, C.**, Phillips, R. & Weimerskirch, H. The demographic response of two albatross populations to environmental variability. European Ornithological Union's Conference, Vienna, Austria. ***Août 2007***. Poster.

Nevoux, M., Barbraud, J.-C. & **Barbraud, C.** Variability of the impact of Sahel environment on a stork population. European Ornithological Union's Conference, Vienna, Austria. ***Août 2007***. Communication orale.

Nevoux, M., Barbraud, J.-C. & **Barbraud, C.** Demographic response of a migrant species to environmental fluctuations. 3èmes rencontres "Ecologie et comportement", Montpellier, France. ***Mars 2007***. Communication orale.

Gimenez, O. & **Barbraud, C.** The efficient identification of nonlinearities in vital rates vs. environmental factors relationships: the impact of climate on survival of two Antarctic seabird species. Euring Technical Meeting, Dunedin, Nouvelle Zélande. ***Janvier 2007***. Communication orale.

Marteau, C., **Barbraud, C.**, Delord, K. & Weimerskirch, H. Evaluation de l'impact de la pêche à la palangre sur les populations de pétrels à menton blanc de l'archipel Crozet. 30ème Colloque Francophone d'Ornithologie, Paris. ***Décembre 2006***. Communication orale.

Barbraud, C. & Weimerskirch, ,H. Antarctic avian phenology and climate change. 24th International Ornithological Congress, Hamburg, Germany. ***Août 2006***. Communication orale.

Noir, S., **Barbraud, C.** & Judas, J. Estimated Asian Houbara bustard population size versus true detection probability. International Symposium on Ecology and Conservation of Steppe-Land Birds, Lleida, Espagne. ***Décembre 2004***. Communication écrite.

Barbraud, C., Jenouvrier, S & Weimerskirch, H. Climate and population dynamics of Southern Ocean seabirds. Scientific Committee on Antarctic Research Open Science Conference, Bremen, Allemagne. ***Juillet 2004***. Communication orale.

Chastel, O., Angelier, F., Lormée, H. & **Barbraud, C**. Prolactin enhances adoption of chicks in Emperor Penguins: an experimental study. 8th International Symposium on Avian Endocrinology, Scottsdale, USA. ***Juin 2004***. Communication écrite.

Barbraud, C., Cohez, D., Defos du Rau, P., Gauthier-Clerc, M., Gélinaud, G., Hafner, H., Kayser, Y. & Mondain-Monval, J.-Y. Importance de la prise en compte de la probabilité de détection lors de l'estimation de la taille des populations d'oiseaux d'eau. 42ème Colloque Interrégional d'Ornithologie, Besançon, France. ***Octobre 2003***. Communication orale.

Barbraud, C. & Weimerskirch, H. Costs of first reproduction in a long-lived bird: effects of environmental and individual variability. Euring Technical Meeting, Radolfzell, Allemagne. ***Octobre 2003***. Communication orale.

Olivier, A., Rosecchi, E., **Barbraud, C.** & Cheylan, M. Structure démographique d'une population de Cistude d'Europe (*Emys orbicularis*) en Camargue. Colloque de la Société Herpéthologique de France, Banyuls. ***2003***. Communication orale.

Defos du Rau, P., **Barbraud, C.**, Cayuela, S., Hemery, G. & Lagaye, C. Estimation des effectifs reproducteurs de Nette rousse (*Netta rufina*) en Camargue. 27ème Colloque Francophone d'Ornithologie, Strasbourg. ***Septembre 2002***. Poster.

Barbraud, C. & Weimerskirch, H. The trade-off between survival and reproduction in long-lived seabirds and the role of high quality individuals. 23rd International Ornithological Congress, Beijing, Chine. ***Août 2002***. Communication orale.

Johnson, A. R., **Barbraud, C.**, Amat, J. A., Rendon Martos, M & Baccetti, N. The Canary current upwelling, rainfall and dispersal patterns in the western Mediterranean metapopulation of Greater Flamingos. 23rd International Ornithological Congress, Beijing, Chine. ***Août 2002***. Poster.

Barbraud, C., Hafner, H., Kayser, Y., Lepley, M., Mathevet, R. & Mauchamp, A. Quels sont les facteurs à l'origine des fluctuations de la population de hérons pourprés en France méditerranéenne? Colloque Francophone d'Ornithologie, Limoges, France. ***Avril 2001***. Communication orale.

Barbraud, C. & Barbraud, J. C. Colonisation, dynamique de population et conservation de la Cigogne blanche Ciconia ciconia en Charente-Maritime, France. Colloque Francophone d'Ornithologie, Caen, France. ***Mars 2000***. Communication orale.

Barbraud, C., Lepley, M. & Mauchamp, A. Un modèle prédictif d'utilisation des roselières par le Héron pourpré Ardea purpurea en Camargue, France. Colloque Francophone d'Ornithologie, Caen, France. ***Mars 2000***. Poster.

Barbraud, C., Lepley, M. & Mauchamp, A. A predicitive model for reedbed use by the purple heron in the Camargue, Southern France. Waterbird Society Meeting, Grado, Italie. ***Novembre 1999***. Communication orale.

Barbraud, C., Lepley, M. & Mauchamp, A. Influence of reedbed management on selection of colonial breeding sites by herons. 2nd International Congress of Wildlife Management, Wildlife Society, Gödöllö, Hongrie. ***Juillet 1999***. Communication orale.

Chamaillé-James, S., Guinet, C., Nicoleau, F., Argentier, M & **Barbraud, C.** Monitoring population change in King penguins : Assessing the surface area of breeding colonies. Waterbird Society Meeting, Grado, Italie. ***Novembre 1999***. Communication orale.

Barbraud, C. Prédation sélective chez les Pétrels des neiges par les skuas. Colloque Francophone d'Ornithologie, Lyon, France. ***Novembre 1998***. Communication orale.

Barbraud, C. & Barbraud, J. C. Dynamique de la population de Cigognes blanches *Ciconia ciconia* dans l'ouest de la France. Colloque Francophone d'Ornithologie, Lyon, France. ***Novembre 1998***. Poster.

Autres implications dans des colloques internationaux, ateliers de travail, symposium

Co-animateur du symposium "The role of high quality individuals in populations of long-lived birds". Becker, P. & **Barbraud, C**. 23rd International Ornithological Congress, Beijing, Chine, Août 2002.

Co-animateur du symposium "Waterbird population assessment and monitoring at the flyway level: the International Waterbird Census and beyond" Steinkamp, M. & **Barbraud, C.** Waterbird Society Meeting, Grado, Italie, Novembre 1999.

Septembre 2008 : Atelier de travail dans le cadre du programme GICC2 (Réponses des vertébrés aux changements climatiques) à Chizé (co-organisation avec J.-M. Gaillard et H. Weimerskirch).

Août 2008 : Atelier de travail Seabird Bycatch et Breeding Sites dans le cadre de l'Accord pour la Conservation des Albatros et des Pétrels à Hermanus, Afrique du Sud.

Juillet 2008. Atelier de travail dans le cadre du programme Picasso, Mallorque, Espagne.

Mars 2008. Participation à l'atelier de travail "Modelling patterns and dynamics of species occurrence » au CEFE CNRS de Montpellier organisé par D. MacKenzie, J. Nichols & J. Hines.

Mars 2008. Participation à l'atelier de travail « Hétérogénéité individuelle dans les modèles de capture-recapture : méthodes et applications avec le logiciel E-Surge » à Lyon orgabisé par J.-M. Gaillard.

Août 2007. Participation à un atelier de formation Système d'Information Géographique au CEB de Chizé organisé par R. Bernard.

Mai 2006. Participation à l'atelier "Working Group on Albatross Demography" au CEB de Chizé organisé par H. Caswell, C. Hunter & H. Weimerskirch.

Septembre 2005. Participation à l'atelier "Bayesian methods for population ecology" au National Centre for Statistical Ecology, Cambridge, UK organisé par S. Brooks, R. King, B. Morgan et O. Gimenez.

Avril 2004. Participation à l'atelier « Capture-recapture et Changements Climatiques » au CEFE/CNRS organisé par J.-D. Lebreton, V. Grosbois & H. Weimerskirch dans le cadre de l'ACI CLIMPOP du Ministère de la Recherche.

Octobre 2003. Participation à l'atelier « Short courses : parameter counting and redundancy, goodness-of-fit testing, Bayesian inference » au Euring Technical Meeting, Radolfzell, Allemagne, organisé par E. Cooch.

Mars 2003. Participation à l'atelier « Analysis of multistate capture-recapture data : modeling incomplete individual histories CR2003 » au CEFE/CNRS encadré par J.-D. Lebreton, E. Cooch, R. Pradel, R. Choquet, O. Gimenez & A.-M. Reboulet.

Janvier 2003. Participation à l'atelier « CLIM-POP : Understanding the impact of climate changes on the population dynamics of vertebrates » au CEBC/CNRS dans le cadre d'un projet ACI « Demographic responses of vertebrates to climate change ».

Mars 2002. Participation à et organisation de l'atelier « International Workshop on Greater Flamingos : Preliminary work on breeding dispersal in the western Mediterranean and some insights into the metapopulation dynamics » à la Station Biologique de la Tour du Valat.

Février-Mars 2002. Participation à l'atelier « Ecological effects of climate variation » à Cromarty, Ecosse.

Février 2000**.** Participation à l'atelier « Analysis of capture-recapture data : the estimation of population parameters from data on marked animals » au CEFE/CNRS encadré par J.-D. Lebreton, R. Pradel, A. Viallefont, A.-M. Reboulet & M. Frederiksen.

5. IMPLICATIONS DANS DES PROGRAMMES DE RECHERCHE :

Coordinateur du volet démographie du programme Remige de l'ANR Biodiversité 2005-2008 : Réponses comportementales et démographiques des prédateurs marins de l'Océan Indien aux changements globaux (responsable : H. Weimerskirch).

Programme IPEV n°109 2008-2012 : Les oiseaux et mammifères marins sentinelles des changements globaux dans l'Océan Austral (responsable : H. Weimerskirch).

Programme de la Fondation du Prince Albert II de Monaco 2007-2010 : Conservation des espèces menacées d'albatros et de pétrels de l'Océan Indien sud (responsable : H. Weimerskirch).

Coordinateur du volet suivis à long terme de la Zone Atelier de recherches sur l'environnement Antarctique et sub-Antarctique (responsable : M. Lebouvier).

Co-responsable du programme PHC Picasso 2008-2009: Estimating the impact of phenologial changes caused by climate change on the population dynamics of seabirds. En collaboration avec D. Oro, G.Tavecchia et A. Sanz, IMEDEA, Mallorque, Espagne.

Co-responsable (collaboration avec H. Lormée, ONCFS) du Suivi à long terme de la communauté d'oiseaux de la forêt de Chizé.

6. DIFFUSION SCIENTIFIQUE :

Participation à un reportage « La Cigogne blanche en Charente Maritime » sur la chaîne **TF1** (22 juillet 2006).

Participation à l'émission télévisé « Touche pas à ma planète » sur la chaîne **Direct 8** (15 avril 2006).

Participation à la **Fête de la Science** au CEB de Chizé en 2005 (La Cigogne blanche en Charente Maritime)..

Jacquet, L., Julaud, J.-J. & **Barbraud, C.** 2005. La Marche de l'Empereur. Hachette.

Conseiller scientifique du film « **Antarctique printemps express** » réalisé par Luc Jacquet, Bonne Pioche Productions, France, 2006.

Conseiller scientifique du film « **La Marche de l'Empereur** » réalisé par Luc Jacquet, Bonne Pioche Productions & Buena Vista International Film Productions France, 2005.

Conseiller scientifique du film « **Des manchots et des hommes** » réalisé par Luc Jacquet & Jérôme Maison, Bonne Pioche Productions, France, 2004.

Weimerskirch, H., **Barbraud, C.**, Guinet, C., Chastel, O. & Cherel, Y. 2001. Prédateurs marins et changements climatiques. ***Pour la Science*** 285: 42-45.

Participation à l'élaboration du guide **« Roselières: Gestion fonctionnelle et patrimoniale »** (Sinnassamy, J.-M. & Mauchamp, A. 2001) pour la partie concernant le Héron pourpré.

Participation à une émission du magazine « **Thalassa** » sur France 3 (1999) consacrée à la Terre Adélie (Antarctique), réalisée par Luc Jacquet.

Participation à la rédaction d'articles de diffusion scientifique pour les revues **« Sciences et Vie »** (1999), **« Australian Geographic »** (1998) et **« Terre Sauvage »** (1996).

7. EXPERIENCE DE TERRAIN :

Novembre-Décembre 2008 : Travail de terrain sur l'écologie en mer des pétrels et albatros à Kerguelen.
Novembre - Décembre 2006 : Travail de terrain concernant l'estimation des populations de pétrels en Géorgie du Sud en collaboration avec South Georgia Surveys, Falkland Conservation et British Antarctic Survey.
Mai - Juin 2005-2008 : Suivi par points d'écoute de la communauté d'oiseaux de la Réserve Biologique Intégrale de la forêt de Chizé.
Avril - Juin 2004-2008 : Suivi démographique d'une population de Cormorans huppés en Bretagne.
Novembre 2005 – Janvier 2006. Travail de terrain à Kerguelen dans le cadre d'un programme visant à mesure l'impact des pêcheries sur les oiseaux marins dans les TAAF.
Novembre 2004 – Février 2005. Travail de terrain à Crozet et Kerguelen dans le cadre d'un programme visant à mesure l'impact des pêcheries sur les oiseaux marins dans les TAAF.
Avril-Juillet 2002-2008. Suivi démographique de la population de Cigognes blanches en Charente Maritime.
Avril 2002 et mars 2003. Travail de terrain dans le cadre d'un programme de recherche sur les Frégates superbes en Guyane.
Avril-Août 1999, 2000, 2001. Travail de terrain dans le cadre de programmes de recherches sur la démographie du Héron pourpré et du Flamant rose en Camargue.
Mars, Avril, Août et Septembre 2000. Missions préparatoires à une étude multi-site de la métapopulation de flamants roses du Paléarctique en Espagne, Mauritanie, Iran et Italie.
Décembre 1997-Janvier 1998 et Décembre 1998 : Travail de terrain lors de l'évaluation des populations d'oiseaux marins de la côte de Terre Adélie et de la Terre du Roi George V, Antarctique.
Janvier-Avril 1997 : Travail de terrain dans le cadre de la réhabilitation de l'île Saint-Paul.
Novembre 1995-Mai 1996. Travail de terrain à Casey, Antarctique dans le cadre de la thèse.
Août 1992-Août 1994. Travail de terrain en Terre Adélie, Antarctique pour le CEB de Chizé (programme n°109 de l'IPEV).
Septembre 1991-Juillet 1992. Etude de la dynamique des nutriments dans les eaux de ruissellement surfaciques et souterraines (Ministère de l'Agriculture Irlandais : Teagasc, Wexford, Irlande; encadrement : Dr. Marie Sherwood).

8. ACTIVITES D'ENSEIGNEMENT ET ENCADREMENT DE LA RECHERCHE:

1997-1998, 2002-2008 (Octobre-Avril) : Interventions (10 heures par an) dans le cadre des modules d'enseignements 1er, 2ème et 3ème cycles au Centre d'Etudes Biologiques de Chizé « Stratégies de reproduction chez les oiseaux longévifs et impact des fluctuations climatiques sur les populations d'oiseaux ».

Responsable du stage de BTA de Damien Vigneron (Lycée agricole de Melle / CEBC) «Estimation du nombre de mâles chanteurs d'engoulevent d'Europe en forêt de Chizé » (2009).

Co-encadrement de post-doc (50%) de Philippe Rivalan (ANR Biodiversité 2005 REMIGE, Réponses comportementales et démographiques des prédateurs marins de l'Océan Indien aux changements globaux). Co-encadrement réalisé avec Henri Weimerskirch (2007-2009).

Codirecteur de thèse (50%) de Clara Péron (Université Pierre et Marie Curie / CEBC) « Impact des changements climatiques sur la distribution spatiale des prédateurs marins ». Co-encadrement avec Henri Weimerskirch (2007-2010).

Codirecteur de thèse (50%) de Virginie Rolland (Université Pierre et Marie Curie / CEBC) « Influence des changements climatiques et des pêcheries industrielles sur la dynamique des populations d'albatros de l'Océan Austral ». Co-encadrement avec Henri Weimerskirch (2005-2008).

Codirecteur de thèse (70%) de Marie Nevoux (Université de La Rochelle) « Réponse démographique des populations longévives aux changements climatiques : importance de la variabilité spatio-temporelle et de l'hétérogénéité individuelle ». Co-encadrement avec Henri Weimerskirch (2004-2007).

Codirecteur de thèse (50%) de Stéphanie Jenouvrier (Université Pierre et Marie Curie / CEBC) «Influence de la variabilité environnementale sur les stratégies démographiques des populations de prédateurs supérieurs : La communauté d'oiseaux marins en Antarctique ». Co-encadrement avec Henri Weimerskirch (2001-2004).

Coresponsable du stage de Master 2 (50%) de Guillaume Souchay (Université Pierre et Marie Curie / Station Biologique de la Tour du Valat / CEBC) « Estimation de survie juvénile sexe-dépendante chez un oiseau

dimorphique : le cas du Flamant rose *Phoenicopterus roseus* ». Co-encadrement avec Arnaud Béchet (2008).

Responsable du stage de Master 2 de Alexandre Martin (Université de La Rochelle / CEBC) «Les effets de l'âge sur la survie et la reproduction : le cas de la Cigogne blanche en Charente-Maritime » (2008).

Responsable du stage de Master 1 de Alexandre Martin (Université de Bourgogne / CEBC) « Effets de l'âge sur les paramètres de reproduction chez la Cigogne blanche » (2007).

Coresponsable du stage de DEA (40%) de Maureen Gerondeau (Université de La Rochelle / CEBC) « Occurrence et abondance saisonnières et fidélité inter-annuelle des phoques gris de l'archipel de Molène estimées pas photo-identification et marquage recapture ». Co-encadrement avec Cécile Vincent (2005).

Responsable du stage de DEA de Thomas Barreau (Université Pierre et Marie Curie / CEBC) « Modélisation de la démographie et adaptation évolutive chez deux espèces d'oiseaux marins subantarctiques » (2005).

Responsable du stage de DEA de Marie Nevoux (Université de La Rochelle / CEBC) « Impact des fluctuations climatiques et océanographiques sur les populations de prédateurs marins supérieurs » (2004).

Coresponsable du stage de DEA (40%) de Eric Poncelet (Université de Lyon / CEBC) « Modélisation de la dynamique d'une population d'orques aux îles Crozet, Océan Indien ». Co-encadrement avec Christophe Guinet (2003).

Coresponsable du diplôme EPHE (50%) de Cédric Marteau (Ecole Pratique des Hautes Etudes / CEBC / TAAF / IPEV) «Evaluation de l'impact des pêcheries sur les populations de pétrels à menton blanc et pétrels gris aux îles Crozets et Kerguelen, TAAF ». Co-encadrement avec Henri Weimerskirch (2004-2007).

Coresponsable du diplôme EPHE (50%) de Sébastien Noir (Ecole Pratique des Hautes Etudes / CEBC / National Wildlife Research Center) « Estimation des effectifs d'Outarde houbara asiatique *Chlamydotis macqueenii* : Fiabilité des méthodes de comptage ». Co-encadrement avec Jacky Judas (2003-2006).

9. EVALUATION :

Articles scientifiques

Alauda (1), Animal Behaviour (1), Antarctic Science (1), Auk (3), Biodiversity and Conservation (1), Biological Conservation (4), Behavioural Ecology and Sociobiology (1), Biological Conservation (1), Biology Letters (1), Bird Study (1), Ecography (2), Ecology (3), Ecology Ethology and Evolution (1), Ecology Letters (1), Emu (2), Global Change Biology (1), Ibis (3), Journal of Avian Biology (2), Journal of Animal Ecology (12), Journal of Applied Ecology (1), Journal of Field Ornithology (2), Journal of Ornithology (3), Marine Ornithology (1), Marine Ecology Progress Series (2), Oikos (3), Oecologia (5), Polar Biology (6), Population Ecology (1), Proceedings of the Royal Society B (2), Waterbirds (1), Wildlife Research (1).

Rapporteur de thèses

- Gwénaël Beauplet, « Variations des performances de pêche et des performances démographiques des femelles otaries à fourrure de l'île d'Amsterdam (*Arctocephalus tropicalis*) : influence de la qualité individuelle et des conditions environnementales » thèse soutenue en 2005 à l'Université de La Rochelle
- Fabien Aubret, « A comparison of two populations of Tiger Snakes, *Notechis scutatus occidentalis* : the influence of phenotypic plasticity on various life history traits » thèse soutenue en 2005 à l'Université de Poitiers
- Viviane Hénaux, «Dynamique d'une population gérée par l'homme : dispersion, densité-dépendance et destructions hivernales chez le grand cormoran » thèse soutenue le 21/09/2006 à l'Université Montpellier II
- Pierre De Fos du Rau, «Ecologie, démographie et conservation d'une espèce gibier rare : la Nette rousse *Netta rufina* » thèse soutenue le 21/06/2007 à l'Université de Toulouse.

Projets de recherche

2005: Rapport d'évaluation concernant un projet de recherche soumis à la Fondation Canadienne pour l'Innovation, Canada.

2006 : Rapport d'évaluation concernant un projet de recherche soumis à Nederlandse Organisatie voor Wetenschappelijk Onderzoek, Pays-Bas.
2007 : Rapport d'évaluation concernant un projet de recherche soumis à l'Australian Antarctic Division, Australie.
2007 : Rapport d'évaluation concernant un projet de recherche soumis au programme franco-suisse d'actions intégrées – Germaine de Staël.
2008 : Rapport d'évaluation concernant un projet de recherche soumis à la National Science Foundation, USA.

B

Synthèse des activités de recherche

J'ai choisi de présenter ce thème : impact des changements climatiques et des activités de pêche industrielle sur les populations d'oiseaux et de mammifères marins de l'Océan Austral, car il se situe au carrefour de plusieurs de mes centres d'intérêts. Même si une partie conséquente de mes travaux aborde cette thématique de l'impact des changements globaux sur d'autres espèces au sein d'autres écosystèmes (cigogne blanche dans les zones humides littorales du Poitou-Charente, cormoran huppé dans les écosystèmes côtiers de Bretagne), depuis mon recrutement en tant que chercheur c'est sur ce sujet que j'ai le plus travaillé.

Depuis longtemps passionné par les animaux, j'ai été enthousiasmé comme beaucoup d'autres par les environnements insulaires de l'Océan Austral que j'ai rencontré au cours d'un hivernage et de plusieurs missions d'été. Comprendre le fonctionnement et les causes qui sont à l'origine de la fluctuation des populations est également un sujet qui m'a attiré très tôt. Ce sujet en apparence d'une portée conceptuelle et explicative limitée est en fait étroitement relié à de nombreux concepts et théories en écologie et en évolution. C'est enfin une forte motivation pour la conservation du vivant et des écosystèmes qui m'a accompagné au cours de mes travaux.

Le document joint comporte trois parties. La première est une brève synthèse des connaissances actuelles concernant les changements climatiques du passé (chapitre 1) et explique l'objectif poursuivi : l'impact des changements globaux récents (chapitre 2) a été démontré chez de nombreuses populations et dans plusieurs écosystèmes (chapitre 3) mais qu'en est-il des prédateurs marins de l'Océan Austral ? Dans les réseaux trophiques il semble que les prédateurs intègrent la variabilité spatio-temporelle de l'environnement (chapitre 4) mais très peu d'études ont examiné les relations entre l'environnement et les populations de prédateurs marins dans l'Océan Austral où des changements environnementaux importants se sont déroulés ces dernières années (chapitre 5).

La deuxième partie constitue le corps de la démarche. C'est là que sont présentés les travaux, en relation avec le thème présenté, effectués par les étudiants que j'ai codirigés ou dirigés et par moi-même. Après une brève présentation de l'Océan Austral, des prédateurs marins sur lesquels j'ai travaillé (chapitre 6) ainsi que des sites d'études et des approches analytiques utilisées (chapitre 7), les chapitres 8 et 9 sont consacrés à une synthèse des travaux. L'influence des fluctuations climatiques et des activités de pêche sur les paramètres démographiques de plusieurs populations est présentée dans le chapitre 8, où ces effets sont intégrés dans des modèles de dynamique des populations. Le chapitre 9 examine les autres types de réponses des populations aux changements climatiques dans la région. Dans ces chapitres, j'ai tenté d'effectuer un travail de synthèse afin de voir s'il était possible d'identifier des patrons généraux de réponses en fonction des connaissances actuelles.

La troisième partie (chapitre 10) élargit le travail et envisage les travaux que j'aimerais effectuer dans les années à venir. Cette partie concerne mes perspectives de recherche et de fait ne se limite pas au thème présenté dans le manuscrit.

Première partie

1

Un monde changeant

On est obligé à présent de regarder l'imposant spectacle de l'évolution de la vie comme un ensemble d'évènements extraordinairement improbables, impossibles à prédire et tout à fait non reproductibles. Stephen Jay Gould (La Vie est belle).

Le climat fluctue depuis les premiers âges de la Terre et les travaux des géologues et paléo climatologues montrent qu'il a évolué entre des régimes très contrastés, allant du froid extrême lors de glaciations globales à une atmosphère surchauffée par l'effet de serre au cours du Crétacé ou du Dévonien (Figure 1).

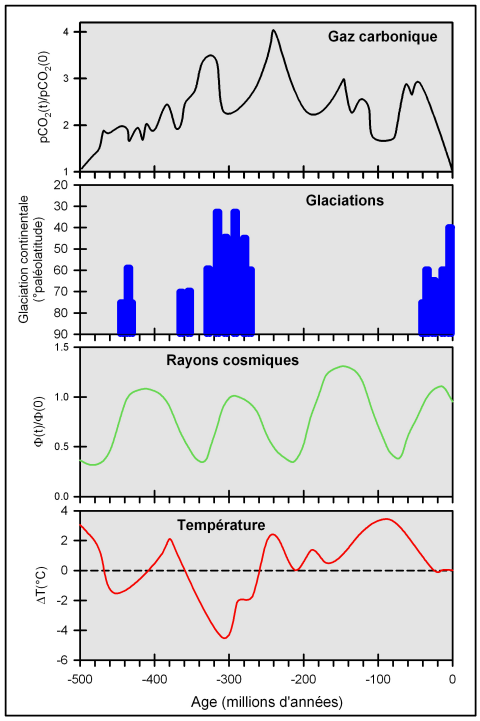

Figure 1. Diagramme présentant les évolutions de paramètres climatiques pendant le phanérozoïque par rapport à la période contemporaine: la teneur en gaz carbonique, les glaciations, le flux de rayons cosmiques et la température. Sources : Rothman (2002), Crowley (1998), Shaviv et Veizer (2003), Ridgwell (2005).

Plusieurs facteurs sont à l'origine de ces variations climatiques selon les échelles de temps considérées (Bard 2003). Aux échelles de temps géologiques la tectonique des plaques en modifiant à grande échelle la répartition des masses continentales, les reliefs et l'activité volcanique a modifié le climat en altérant la circulation atmosphérique, océanique et la composition de l'atmosphère (Sepulchre et al. 2006, Reichow et al. 2009). La collision d'objets célestes de grande taille (plusieurs kilomètres de diamètre) avec la Terre est

également une cause possible de changements climatiques principalement *via* le dégagement de quantités considérables d'aérosols dans l'atmosphère (Alvarez et al. 1980), de même que l'explosion de super volcans tel que celui de Toba en Indonésie il y a environ 75 000 ans (Rampino et Self 1992). A l'échelle des derniers millions d'années, les changements climatiques se caractérisent par des cycles glaciaires-interglaciaires (Figure 2).

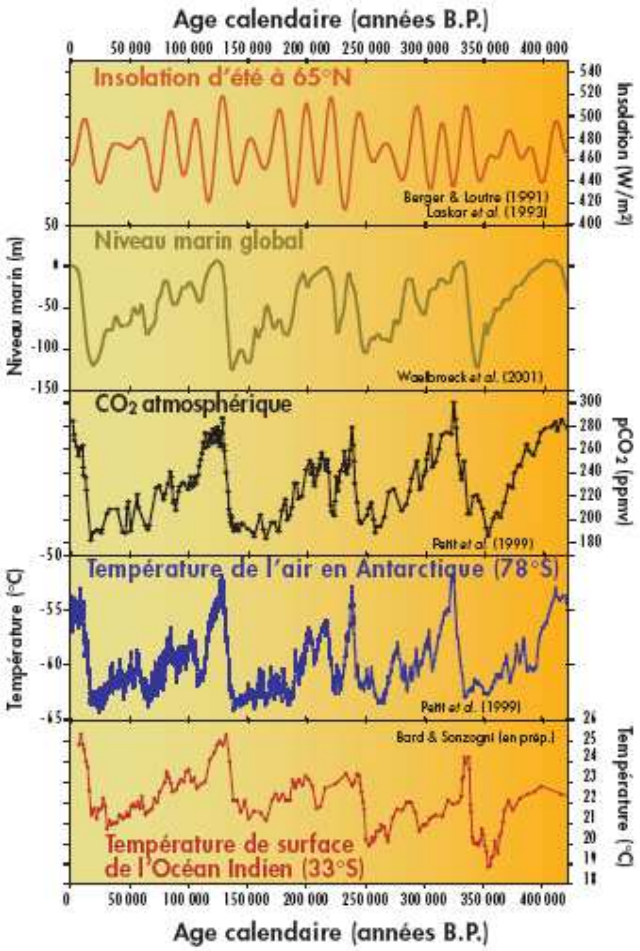

Figure 2. Figure montrant les cycles de l'insolation lors des quatre derniers cycles glaciaires, les fluctuations de niveau marin mondial, la teneur atmosphérique en gaz carbonique, les températures de l'air en Antarctique et des eaux de surface de l'Océan Indien. Source : Bard (2003).

La cause principale en est la variation de la position de la Terre par rapport au soleil due aux changements d'excentricité de l'orbite terrestre, d'obliquité de l'axe de rotation de la Terre et à la précession des équinoxes (cycles de Milankovitch) qui conjointement engendrent une variation de la répartition géographique de l'insolation (Hays et al. 1976, Jouzel et al. 2007). Bien que les transitions glaciaire-interglaciaire soient prédites par la théorie de Milankovitch, leurs vitesse et amplitude résultent d'interactions complexes entre l'océan, l'atmosphère et la cryosphère. En effet, les interactions non linéaires entre les différents compartiments du système climatique et les effets positifs ou négatifs de rétroactions climatiques, peuvent amplifier les conséquences du forçage orbital. Au cours du dernier million d'années il semble que le climat a été particulièrement instable pendant les périodes de glaciation et d'une stabilité remarquable depuis environ 10 000 ans (Bard 2003, Burroughs 2005). A plus court terme, les variations de l'activité solaire en modifiant la quantité d'énergie reçue par la Terre et l'injection dans l'atmosphère de poussières et aérosols d'origine volcanique contribuent également aux changements climatiques (Stott et al. 2000, Meehl et al. 2004). La variabilitié de l'activité solaire, liée à l'existence de cycles solaires d'une périodicité d'environ

11 années, semble par ailleurs indirectement affecter la dynamique de certaines populations animales probablement *via* un effet sur les écosystèmes dans lequel vivent ces populations (Klvana et al. 2004). Enfin à une échelle de temps annuelle c'est la variation géographique de l'énergie solaire reçue due à la rotation de la Terre autour du soleil qui est une des principales causes de variation du climat (Figure 3).

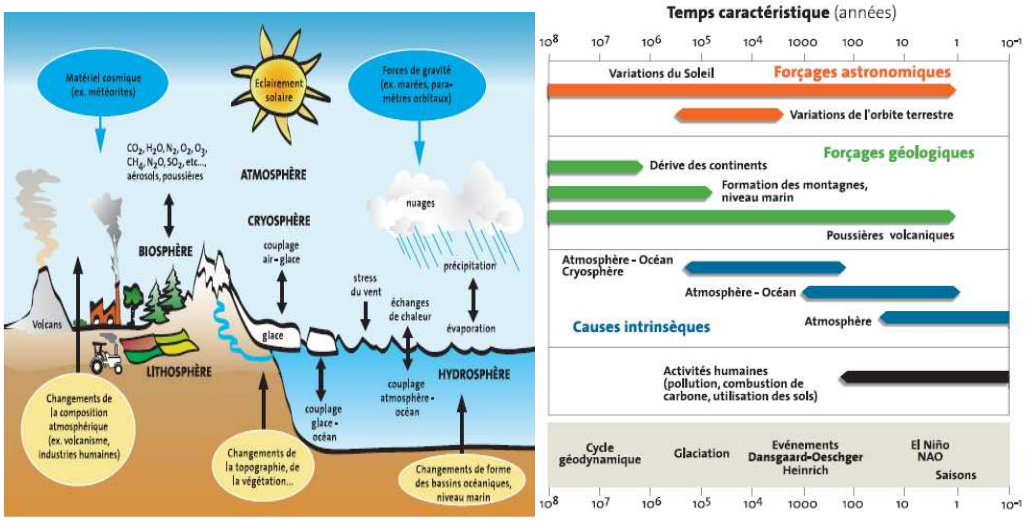

Figure 3. Représentation schématique des composantes du système climatique mondial (gauche) et schéma présentant les principales causes de changements du climat sur une échelle de temps logarithmique (droite). Source : Bard (2003).

Les changements climatiques aux échelles de temps géologiques ont des conséquences profondes sur les écosystèmes. Les extinctions de masse (Figure 4) mises en évidence par l'étude chronologique des organismes fossilisés ont été en partie attribuées à des changements climatiques ou géologiques majeurs dus à plusieurs facteurs (Whyte 1977, Erwin 2006). Actuellement, bien que différentes hypothèses soient avancées pour expliquer ces extinctions de masse (impact d'objets extraterrestres, volcanisme basaltique massif, formation de la Pangée engendrant une uniformisation de la biodiversité ou causant une diminution des surfaces profondes des océans, anoxie des océans, dégagement massif de méthane dans l'atmosphère à partir des plateaux continentaux), la plupart impliques un changement majeur du climat. Au-delà des extinctions de masse, il semble que la diversité taxonomique, le taux d'extinction et le taux d'apparition des espèces soient reliés à la température moyenne à la surface de la Terre depuis 520 millions d'années (Figure 5), même si les mécanismes sous-jacents à ces relations restent très mal connus (Mayhew et al. 2008).

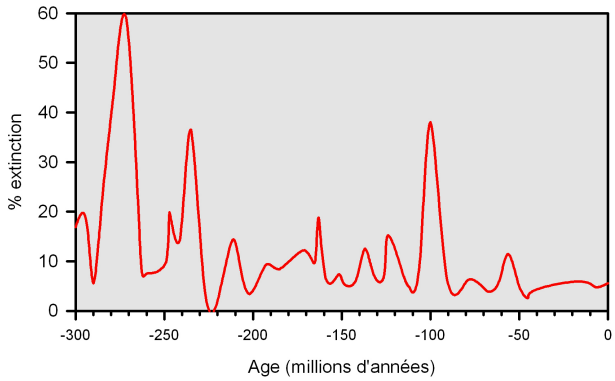

Figure 4. Taux d'extinction au niveau du genre des organismes marins lors des 300 derniers millions d'années. Source : Sepkoski (1997).

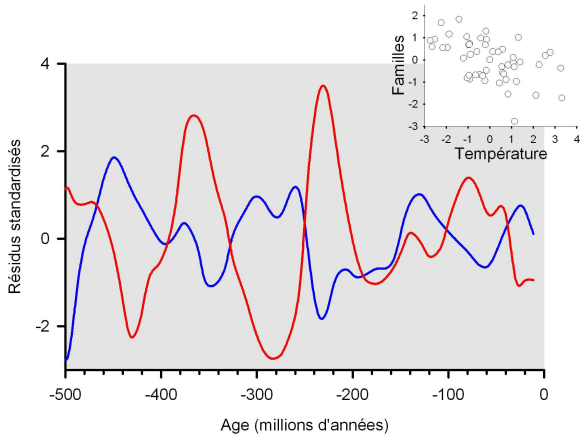

Figure 5. Diversité taxonomique exprimée en nombre de familles (bleu) et température globale (rouge) depuis 520 millions d'années. Source : Mayhew et al. (2008).

Plus récemment, à la sortie du Pléistocène, l'extinction d'une grande partie de la mégafaune (mammifères, reptiles et oiseaux pesant plus de 45 kg) australienne et nord américaine au cours d'une période de quelques milliers d'années est probablement due à une interaction entre changements climatiques et expansion des populations humaines (Barnosky et al. 2004). Au cours du dernier millénaire, le climat planétaire a été marqué par l'optimum climatique médiéval (11ème et 12ème siècles) et par le petit âge glaciaire (du 14ème au 19ème siècles), respectivement caractérisés par un réchauffement et un refroidissement moyen des températures atmosphériques de l'ordre de quelques dixièmes de degrés (Jansen et al. 2007).

La variabilité du système climatique illustrée ci-dessus combinée aux résultats issus des recherches en paléontologie, en écologie et en génétique montrent que les écosystèmes ont évolués dans un système climatique changeant à longue échelle temporelle. Bien qu'à long terme les changements climatiques aient provoqué des extinctions et que certains organismes aient développé des stratégies adaptatives face à ces changements, les changements climatiques majeurs durant le Pléistocène et l'Holocène n'ont semble-t-il pas provoqué d'extinction de masse. Ceci suggère que les prévisions actuelles concernant l'impact des changements climatiques futurs sur le taux d'extinction des espèces tendent à surestimer ce dernier, les études ayant probablement des difficultés à prendre en compte explicitement les mécanismes de persistance. Ceci a amené certains auteurs à proposer l'énigme du Quaternaire : alors que la plupart des études empiriques et théoriques actuelles prédisent un risque d'extinction accru pour la plupart des espèces face aux changements climatiques à venir, relativement peu d'extinction ont été documentés lors de la dernière période glaciaire (Willis et al. 2004).

Ça s'accélère

Comme ce serait merveilleux si les émissions humaines de gaz carbonique vers l'atmosphère pouvaient augmenter d'autant le climat de la Terre. Nous en serions heureux en Suède ! Svante Arrhenius.

L'augmentation de la population humaine, associée au développement d'outils et de technologies, est également devenue une cause majeure du changement des écosystèmes (Smith 2007) et plus récemment du climat (Hegerl et al. 2007). La capacité de l'homme à façonner et à utiliser les écosystèmes est telle, que l'espèce humaine consomme actuellement environ un tiers de la totalité de la production primaire terrestre nette (Vitousek et al. 1997, Imhoff et al. 2004). La restructuration de la biosphère pour l'agriculture, l'exploitation forestière, et la pêche a profondément altéré les patrons d'abondance et de distribution des espèces, ainsi que la productivité primaire, l'hydrologie, et le climat de la planète (Matson et al. 1997, Vitousek et al. 1997, Foley et al. 2005, Hergel et al. 2007). L'impact de l'espèce humaine sur les écosystèmes est documenté dès l'Holocène (Miller et al. 2007), mais il s'est amplifié de manière considérable au cours des deux derniers siècles, au point que les activités anthropiques sont devenues un forçage dominant de la biosphère au même titre que le climat et les forces géologiques. Ceci a conduit les scientifiques à distinguer l'Holocène, où seuls les forçages naturels interviennent, à une nouvelle ère appelée « Anthropocène » (Crutzen 2002), où les cycles biogéochimiques sont influencés par des forçages anthropiques tels que les émissions de gaz à effet de serre, l'usage des terres et l'utilisation des ressources. Moins d'un quart des surfaces terrestres libres de glace est actuellement considéré comme sauvage, les surfaces restantes faisant parties de biomes anthropogéniques (Figure 6; Ellis et Ramankutty 2008).

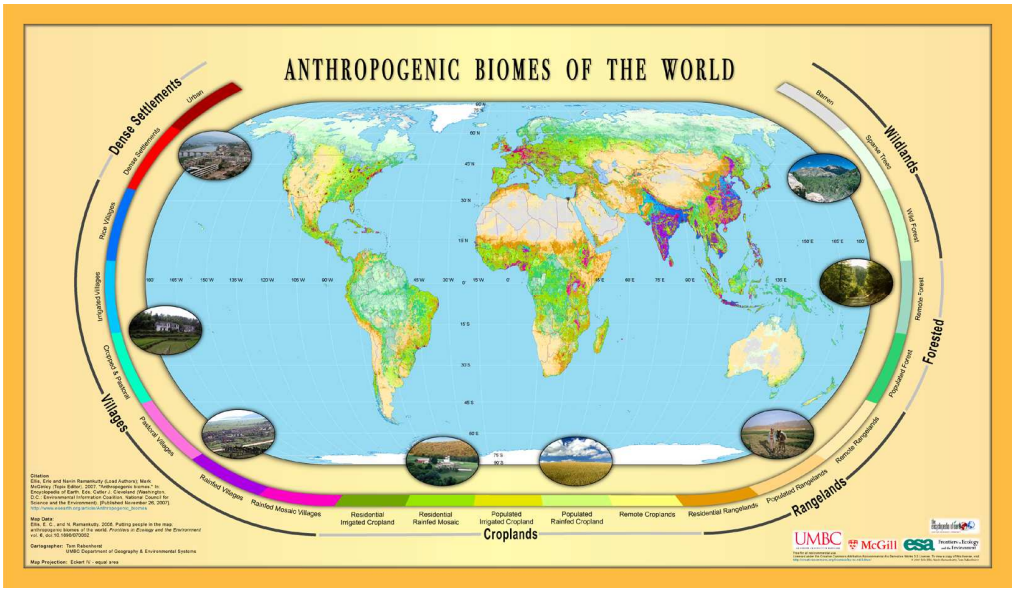

Figure 6. Représentation des biomes anthropogéniques. D'après Ellis et Ramankutty (2008).

Très récemment l'on s'est aperçu que les activités humaines agissaient sur le climat. Il est maintenant reconnu que l'on assiste à une accélération du réchauffement du climat de la planète depuis les 25 dernières années (Figure 7), et que cette accélération dépasse probablement la variabilité naturelle, bien que des changements extrêmement rapides semblent avoir eu lieu dans le passé (Alley et al. 2003). Cette augmentation de température ne semble être que partiellement reliée aux changements naturels du soleil et des volcans (Usoskin et al. 2003). En effet de nombreux travaux de modélisation climatique suggèrent que les augmentations récentes des teneurs atmosphériques des gaz à effet de serre (gaz carbonique, méthane), sont les causes principales du réchauffement des dernières décennies (Figure 8 ; Hegerl et al 2007). Les activités humaines occasionnant un dégagement des gaz à effet de serre étant dans une phase de croissance rapide, il est donc possible que le climat des prochains siècles à venir soit en partie influencé par les activités humaines passées, actuelles et futures.

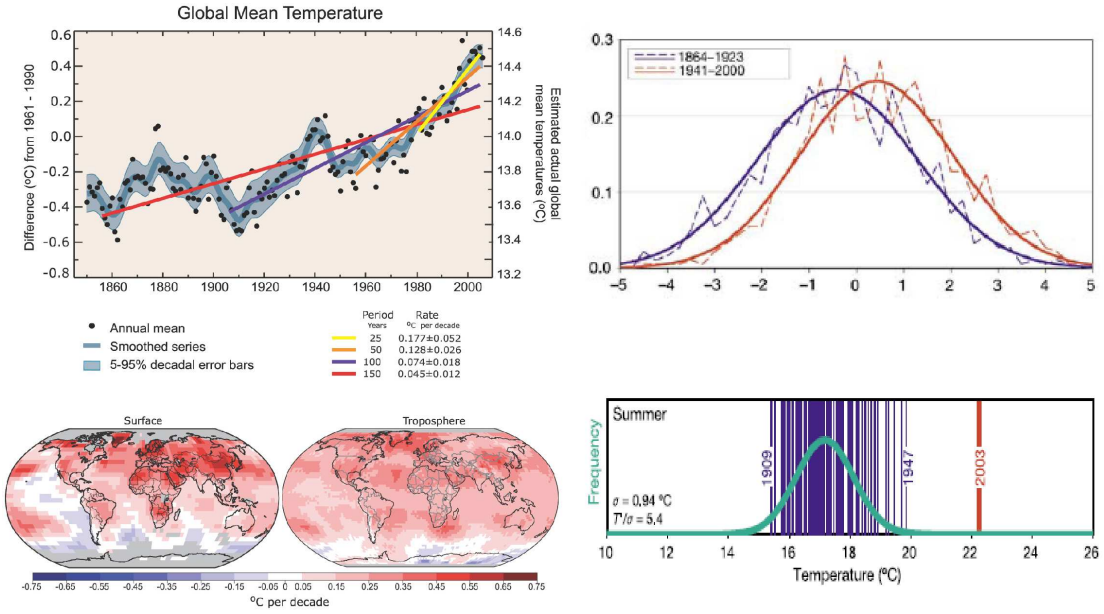

Figure 7. Température globale moyenne observée et tendance estimée sur différentes périodes (en haut à gauche). Patrons d'augmentation linéaire de la température globale de surface (en bas à gauche) et de la température globale de la troposphère mesurées à l'aide de satellites sur la période 1979-2005. Source : Trenberth et al. 2007. Densité de probabilité (en haut à droite) des anomalies et distribution (en bas à droite) des températures atmosphériques annuelles en Suisse (en haut à droite). Les lignes pleines montrent un ajustement avec une distribution gaussienne, les lignes pointillées les données observées. Source : Schär et al. (2004).

Prévoir le climat des prochains siècles est une tâche extrêmement ardue compte tenue des incertitudes scientifiques concernant la compréhension du climat, l'évolution de la population mondiale et sa consommation d'énergie. Néanmoins, la plupart des modèles climatiques actuels (Modèles de Circulation Globale) établis par les climatologues convergent vers une augmentation probable de la température globale de 2 à 4.5 ℃ à l'échelle des 100 prochaines années , une accentuation de la disparité régionale des précipitations, une augmentation de la fréquence des évènements extrêmes et une acidification croissante des océans (Meehl et al. 2007).

L'accélération du réchauffement climatique et l'intensification des activités humaines ont un impact majeur sur les écosystèmes (Vitousek et al. 1997, Parmesan 2006). L'anthropisation croissante des biomes naturels est à l'origine d'une probable sixième extinction de masse, débutée il y a environ 50 000 ans et s'étant

intensifiée depuis environ 500 ans (Brook et al. 2008). Cette perte de diversité spécifique, accélérée avec un effet synergique des changements climatiques, pourrait affecter les équilibres biologiques et le fonctionnement des écosystèmes dont la plupart sont fortement liés au développement de nos sociétés. En effet, la diminution du nombre d'espèces s'accompagne d'un appauvrissement du patrimoine génétique, de la fragilisation des réseaux trophiques, et de pertes ou d'altérations de fonctions essentielles au maintien des écosystèmes et des services qu'ils rendent aux sociétés humaines.

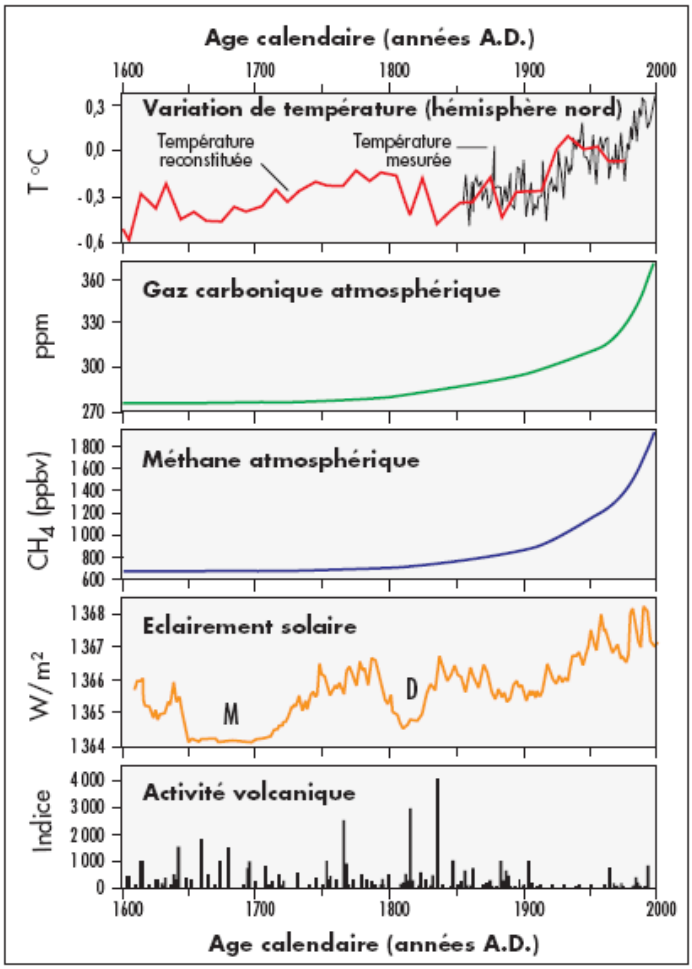

Figure 8. Diagramme présentant les évolutions de la température, du gaz carbonique, et du méthane, de l'éclairement solaire, et de la fréquence des injections de poussières et aérosols d'origine volcanique pendant les quatre derniers siècles. Source : Bard (2002).

Il est donc important d'identifier et de comprendre les réponses des organismes et des populations aux changements globaux, ceci d'un point de vue fondamental et appliqué, afin de pouvoir modéliser les changements de la biodiversité et de progresser en direction de scénarios quantifiés permettant de prédire son état futur. C'est dans ce contexte général que se situe une grande partie de mes recherches depuis 10 ans, et depuis 7 ans en tant que chargé de recherche au CNRS, au Centre d'Etudes Biologiques de Chizé.

3

Changements globaux et populations

Après ce bref aperçu des changements globaux, j'aimerais introduire brièvement leurs effets sur les processus écologiques.

Le changement climatique et les activités anthropiques ne sont pas des sujets nouveaux en écologie. L'étude des impacts biologiques des changements globaux a une longue histoire dans la littérature scientifique, précédent de loin les ramifications politiques que l'on connaît actuellement. Des changements d'aire de distribution ou d'abondance liés à des changements climatiques ont été mis en évidence en Europe depuis plusieurs décennies (Papillons : Ford 1945, Kaisila 1962 ; Oiseaux : Gudmundson 1951, Harris 1964, Kalela 1949, Salomonsen 1948). Dès 1890, Bumpus (1899) avait noté l'effet d'un évènement climatique extrême sur une population de moineaux domestiques (*Passer domesticus*), conduisant à une sélection stabilisante et directionnelle sur la taille corporelle respectivement chez les femelles et les mâles (Johnston et al. 1972). L'accélération des changements globaux au cours des dernières décennies constitue cependant un défi pour l'écologie quant à l'évaluation de leurs impacts sur les populations et les communautés.

Les changements climatiques au cours du siècle dernier ont influencé les processus écologiques et les écosystèmes (Hughes 2000, McCarty 2001, Walther et al. 2002, Parmesan et Yohe 2003, Root et al. 2003, Böhning-Gaese et Lemoine 2004, Hays et al. 2005, Parmesan 2006). Parmi les plus documentés figurent les changements phénologiques (Figure 9) et de distribution (Harrington et al. 1999, Hays et al. 2005, Thomas et al. 2006). Sur un total de 1598 espèces chez lesquelles les réponses en termes de phénologie ou de distribution ont été examinées, 41% présentent une réponse significative (Parmesan et Yohe 2003). Le décalage de la phénologie (floraison, migration, reproduction) de nombreuses espèces a été mis en évidence sur plusieurs continents et océans chez des organismes marins, aquatiques et terrestres. Généralement, la phénologie de ces espèces est devenue plus précoce en relation avec des températures printanières plus chaudes. L'avancement de la réponse phénologique d'un ensemble de 677 espèces a été estimé à 2.3 jours par décennie lors des cinquante dernières années (Parmesan et Yohe 2003). Dans certains cas la variabilité de la réponse phénologique entre des espèces en interactions a engendré une désynchronisation des systèmes proie-prédateur ou plante-insecte avec parfois des conséquences négatives sur le taux de croissance des populations (Both et al. 2006, Ludwig et al. 2006).

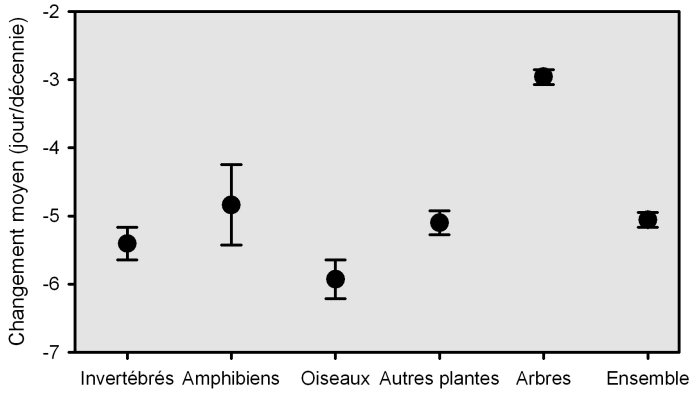

Figure 9. Changements phénologiques moyens pour divers groupes taxonomiques regroupant plus de 1473 espèces lors des cinquante dernières années. Source : Root et al. (2003).

Des changements d'aire de distribution ont été observés pour de nombreuses espèces, avec notamment une expansion vers les pôles et à des altitudes plus élevées des espèces tolérantes à des climats plus chauds. Dans l'hémisphère nord, la limite nord de l'aire de répartition de 893 espèces s'est décalée de 6.1 km par décennie en moyenne et de 6.1 m par décennie en altitude (Parmesan et Yohe 2003). La variation des changements d'aire de distribution entre espèces peut engendrer des changements dans la composition des communautés. Par exemple, des changements de communautés de phytoplancton et de zooplancton en réponse à des changements de température de l'eau de mer ont été observés au large de la Californie (Sagarin et al. 1999) et en Atlantique nord (Southward et al. 1995, Beaugrand et al. 2002). Bien que moins documentés que les changements de phénologie et de distribution, les espèces répondent également aux changements climatiques par des processus évolutifs et/ou par de la plasticité phénotypique (Parmesan 2006). Enfin, des études empiriques ont quantifié l'impact des changements climatiques sur les taux d'extinction des populations et des espèces (Thomas et al. 2004, Thomas et al. 2006).

Bien que les patrons de réponse aux changements climatiques commencent à être clairement établis, il existe cependant de nombreuses incertitudes quant aux processus sous jacents (Stenseth et al. 2002, Krebs et Berteaux 2006). L'impact du climat sur les individus peut se faire directement à travers des processus physiologiques liés au métabolisme (Spellerberg 1972, Patz et al. 2005) ou indirectement en modifiant le réseau trophique et l'abondance ou la disponibilité des ressources alimentaires (Post et Stenseth 1999). Les effets du climat sur les organismes peuvent également résulter d'interactions avec des facteurs incluant les prédateurs (Post et al. 1999), les compétiteurs, les maladies (Patz et al. 2005) ou la densité-dépendance (Leirs et al. 1997, Coulson et al. 2001). Il existe également des effets retards du climat. Les conditions de développement des individus en partie liées au climat engendrent des effets cohortes ayant des impacts significatifs au niveau des populations (Gaillard et al. 1997). Enfin, le climat peut avoir des effets différentiels selon l'âge ou le sexe des individus (Coulson et al. 2001). De plus, la variabilité climatique peut engendrer des réponses non linéaires des populations et des écosystèmes (Mysterud et al. 2001, Hsieh et al. 2005).

Outre les changements climatiques, la dégradation des habitats et l'introduction d'espèces, ainsi que la surexploitation, la pollution et les maladies constituent les principaux facteurs anthropiques affectant les populations et les écosystèmes et conduisant à une diminution de la biodiversité (Purvis et al. 2000, Hambler 2004). Ces menaces prises une à une peuvent n'avoir qu'un effet limité sur les populations, mais

l'action synergique de plusieurs processus (menaces extrinsèques, traits d'histoire de vie intrinsèques) peut engendrer un déclin majeur des populations pouvant aller jusqu'à l'extinction. De telles synergies ont été documentées dans plusieurs écosystèmes (Brook et al. 2008). Par exemple, la disparition de 40% des 50 espèces de grenouilles endémiques du Costa Rica est due à une interaction entre le changement climatique et une maladie, les nouvelles conditions climatiques ayant permis l'augmentation de la prévalence d'un champignon pathogène (Pounds et al. 2006, Seimon et al. 2007). De plus, les processus intrinsèques de densité dépendance et extrinsèques dus à la stochasticité de l'environnement interagissent de manière complexe au sein des populations et des écosystèmes (Figure 10 ; Turchin 1995).

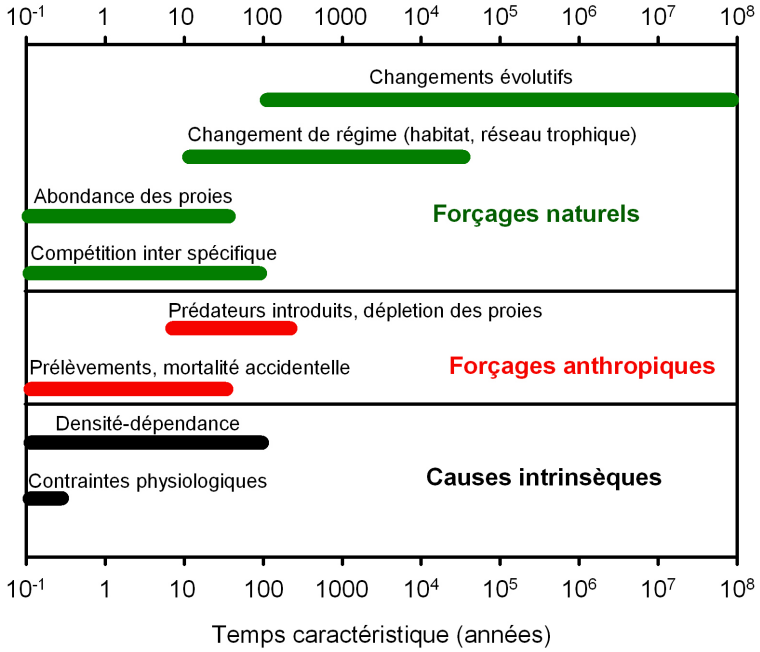

Figure 10. Schéma présentant les principales causes climatiques et anthropiques à l'origine des changements d'abondance des populations sur une échelle de temps logarithmique.

La compréhension de telles interactions complexes est une tâche difficile, mais néanmoins nécessaire pour être en mesure de prédire les effets des changements globaux sur les populations et les écosystèmes. Cette compréhension se situe à l'interface de plusieurs disciplines scientifiques : l'écologie évolutive, la physiologie, la génétique, la climatologie et la modélisation mathématique et statistique (Figure 11).

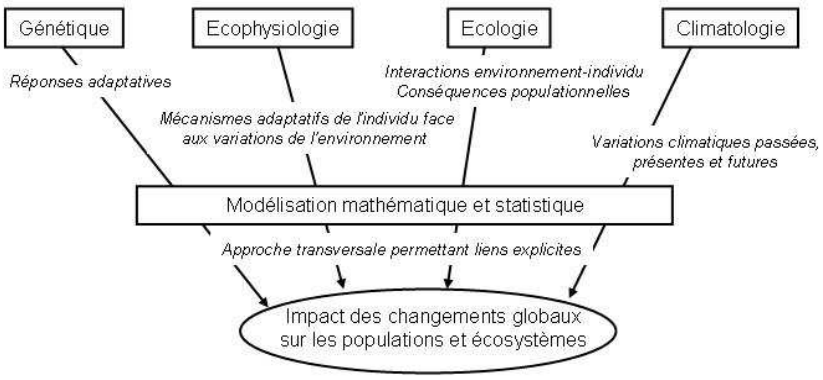

Figure 11. La compréhension et la modélisation de l'impact des changements globaux sur les populations et écosystèmes nécessite des interactions étroites entre plusieurs disciplines de la biologie, des mathématiques et des statistiques.

Jusqu'à maintenant, la plupart des modèles développés dans le but de prédire les conséquences écologiques des changements globaux ont été basés sur la théorie de niche écologique. La répartition d'une espèce est modélisée en fonction de variables climatiques et écologiques et est ensuite projetée en utilisant les conditions climatiques futures estimées par les modèles climatiques (Beaumont et Hughes 2002, Peterson et al. 2002, Thomas et al. 2004, Thuiller et al. 2005). Dans certains cas les modèles de niche sont explicitement couplés à des modèles climatiques, mais la modélisation des processus écologiques est généralement trop simpliste (Cramer et al. 2001, Betts 2005). De plus, ces modèles souffrent de plusieurs limitations (Guisan et Thuiller 2005). Les modèles phénoménologiques (modèles matriciels, comportement-individus centrés) intégrant explicitement les processus à travers lesquels les changements globaux affectent la dynamique des populations offrent une approche plus mécanistique (Saether et al. 2004, Hulme 2005, Sutherland 2006, Botkin et al. 2007). Ces modèles n'ont été que très peu utilisés dans des buts prédictifs et essentiellement chez des espèces végétales (Kleidon et aMooney 2000, Chuine et Beaubien 2001, Guisan et Thuiller 2005, Moorcroft 2006). Le développement des modèles phénoménologiques requiert la compréhension et la quantification de l'influence des facteurs climatiques et anthropiques sur les paramètres démographiques et comportementaux sous jacents à la dynamique des populations (Sutherland 2006). C'est dans ce cadre que j'ai développé une majeure partie de mes recherches depuis mon entrée au CNRS en me focalisant principalement sur les prédateurs marins endothermes de l'Océan Austral.

4

Les prédateurs comme intégrateurs de variabilité

L'utilisation des prédateurs marins comme indicateurs de changements environnementaux a reçu un intérêt croissant au cours des vingt dernières années (Furness et Ainley 1984, Cairns 1987, Croxall et al. 1988, Montevecchi 1993, Piatt et al. 2007, Einoder 2009). Les hypothèses sous-jacentes sont d'une part que les populations de prédateurs marins endothermes sont largement contrôlées par les ressources alimentaires (processus « bottom-up »), ce qui est appuyé par plusieurs études (Aebischer et al. 1990, Speckman et al. 2005, Fredericksen et al. 2006), et que de par leur position dans les réseaux trophiques associée à leur vaste aire de prospection alimentaire, ces prédateurs intègrent les variations de l'environnement. Par conséquent, leurs traits physiologiques, comportementaux et démographiques constituent des indicateurs fiables du statut et du changement de l'écosystème (Figure 12). Cependant, des études théoriques (Cairns 1987, Laakso et al. 2001) et empiriques (Burger et Piatt 1990, Piatt et al. 2007) montrent que cette intégration peut se révéler complexe.

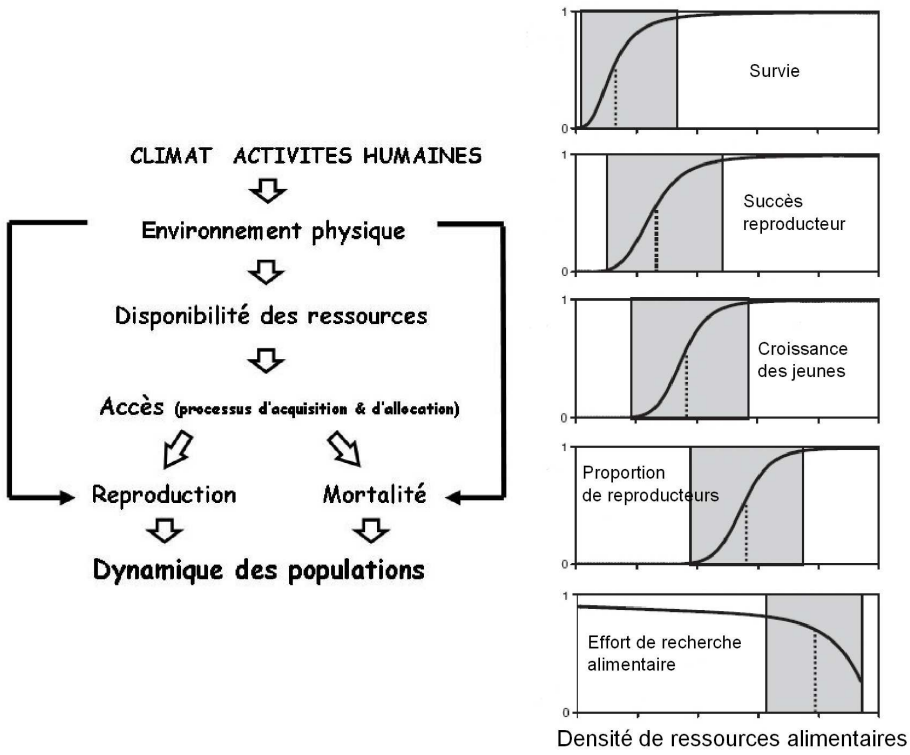

Figure 12. A gauche, représentation conceptuelle de l'impact des changements globaux sur la dynamique des populations des prédateurs marins endothermes. A droite, exemple de relations théoriques entre des paramètres démographiques et comportementaux de prédateurs et l'abondance de leurs proies (source : Cairns 1987). Les lignes pointillées verticales représentent des seuils approximatifs dans la réponse fonctionnelle. Pour des espèces longévives telles que les prédateurs marins il est prédit que la diminution des ressources alimentaires aura d'abord un impact sur les paramètres auquel le taux de croissance est le moins sensible. Ainsi les seuils dans la réponse fonctionnelle sont théoriquement plus faible pour la survie que pour la croissance des jeunes ou l'effort de recherche alimentaire pendant la reproduction.

Du fait de processus stochastiques et de la propagation non linéaire des perturbations dans les écosystèmes, le rapport entre le signal environnemental et le bruit dans les réponses des prédateurs est variable, affaibli, et dégradé par les adaptations des traits d'histoire de vie des prédateurs (Figure 12). Par exemple, dans l'écosystème marin de la Mer de Scotia, les variations des traits démographiques et comportementaux des prédateurs marins permettent d'identifier les périodes de faible disponibilité alimentaire jusqu'à un certain seuil, au-delà duquel d'autres contraintes telle que la compétition ou la densité dépendance entrent probablement en jeu dans la dynamique des populations (Boyd et Murray 2001, Reid et al. 2005). Enfin, la plupart des espèces de prédateurs marins endothermes sont des espèces à stratégie de reproduction lente (Lack 1954) ce qui complique l'interprétation de leurs réponses démographiques aux changements environnementaux à court terme (Cairns 1987, Wiens 1989, Montevecchi 1993).

Néanmoins, des réponses parallèles entre différents compartiments des écosystèmes marins et des paramètres issus du suivi à long terme des prédateurs marins ont été détectées. Dans leur article remarquable ayant depuis fait école, Aebischer et al. (1990) ont montré qu'en Mer du Nord, l'intensité et la fréquence des régimes de perturbations venant de l'ouest varient en parallèle avec l'abondance de phytoplancton, de zooplancton, de harengs (*Clupea harengus*), et la date de ponte, la taille de ponte et le nombre de jeunes des mouettes tridactyles (*Rissa tridactyla*) (Figure 13).

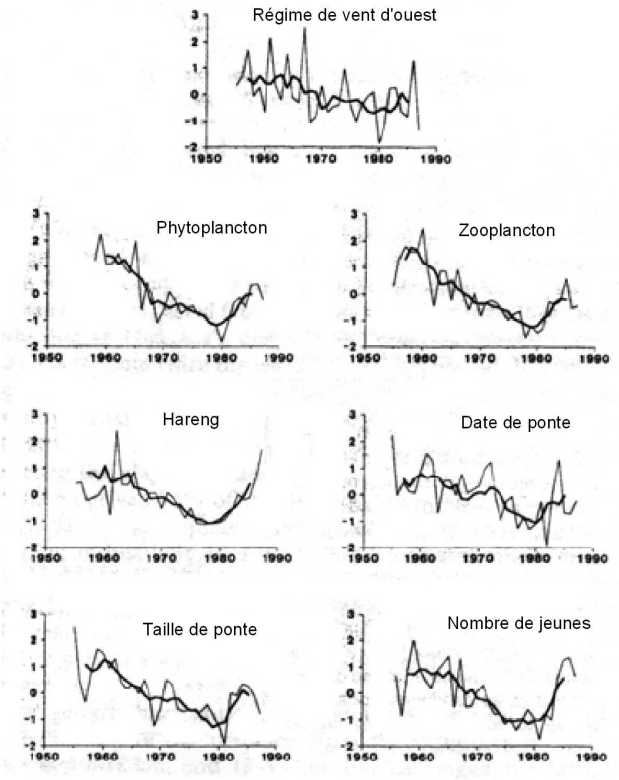

Figure 13. Tendances parallèles entre différents niveaux du réseau trophique de l'écosystème marin de la Mer du Nord. Source : Aebischer et al. (1990).

De même, la probabilité d'envol des jeunes macareux moine (*Fratercula arctica*) est fonction de la disponibilité de harengs de la classe d'âge d'un an (proie principale de l'espèce dans cet écosystème), elle-même fonction des températures de surface de l'océan (Durant et al. 2003). Le suivi systématique à long terme de plusieurs traits comportementaux (durée des séjours en mer pendant la reproduction, masse des repas rapportés aux poussins), physiologiques (condition et masse corporelle, taux de croissance des jeunes, taux d'hormones de stress), phénologiques (date de ponte) et démographiques (taille de ponte, succès reproducteur, taille de population) de prédateurs marins suggère une intégration des variations de l'environnement (Montevecchi 1993, Diamond et Devlin 2003, Frederiksen et al. 2007, Montevecchi 2007, Kitaysky et al. 2007, Einoder 2009), permettant dans certains cas de détecter des perturbations océaniques à grande échelle (McFarlane et al. 2000, Hare et Mantua 2000).

Il est à noter que parmi les conséquences majeures des variations à long terme des populations de prédateurs marins supérieurs figurent les effets indirects sur les écosystèmes *via* des mécanismes de rétroaction et de cascades trophiques (Pace et al. 1999, Heithaus et al. 2007). Une des premières études à avoir documenté de tels effets est celle effectuée par Estes et al. (1998) en Alaska. Dans cet écosystème marin, l'augmentation de la prédation des loutres de mer (*Enhydra lutris*) par les orques (*Orcinus orca*), probablement suite à une diminution des ressources alimentaires de ces derniers due à une surexploitation par l'homme, a eu pour conséquence une diminution des populations de loutres, une augmentation des populations d'oursins, principale proie des loutres, et la déforestation des bancs de laminaires, modifiant ainsi l'ensemble de cet écosystème côtier.

Dans la plupart des écosystèmes étudiés, rares sont les cas où les chercheurs disposent de séries à long terme sur tous les compartiments du réseau trophique permettant de mettre explicitement en relation les

changements climatiques ou anthropiques avec ceux de la productivité primaire, des consommateurs intermédiaires jusqu'aux prédateurs supérieurs. Cela est notamment le cas dans la plupart de l'Océan Austral, sauf dans le secteur situé au niveau de l'Océan Atlantique sud où le réseau trophique relativement simple, basé essentiellement sur le krill (*Euphausia superba*), a permis aux chercheurs de disposer de séries à long terme sur cette espèce (Murphy et al. 2007). Dans les écosystèmes marins, les données climatiques et océanographiques sont alors utilisées comme des approximations de la production primaire et des niveaux trophiques inférieurs. Ce raisonnement repose sur les connaissances acquises concernant les mécanismes physiques déterminant la production de phytoplancton, zooplancton et necton. Les facteurs physiques et océanographiques sont fortement impliqués dans le mélange vertical des masses d'eaux et contrôlent l'environnement physico-chimique disponible pour la production primaire. Dans les océans, la croissance et l'abondance de phytoplancton est largement contrôlée par les apports en nutriments qui dépendent fortement des processus de mélanges verticaux des masses d'eau (Lewis et al. 1986, Wilson et Adamec 2002, Smith et Lancelot 2004). Pour l'ensemble des prédateurs marins endothermes auxquels je me suis intéressé au cours de mes recherches, il n'existe pas de série à long terme concernant l'abondance de leurs proies sur les zones d'alimentation. En m'appuyant sur les recherches effectuées par les climatologues et les océanographes, j'ai donc utilisé des variables climatiques et océanographiques connues pour avoir un impact sur la base des réseaux trophiques de l'Océan Austral comme des approximations de la variabilité du réseau trophique.

5

Terra Incognita

Les premières études concernant l'impact des changements climatiques sur les populations de prédateurs marins endothermes de l'Océan Austral ont eu lieu au début des années 1970, et concernent l'impact de la banquise sur les populations de manchot adélie (*Pygoscelis adeliae*) (Ainley et LeResche 1973). Quelques travaux dans les années 1980 ont porté sur les relations entre performance de reproduction, abondance de zooplancton et paramètres climatiques sur une communauté d'espèces de prédateurs marins de Géorgie du Sud, des îles Signy et des Orcades du Sud (Croxall et al. 1988). Ce n'est qu'au début des années 1990 que plusieurs équipes ont commencé à se préoccuper des impacts des changements climatiques sur des prédateurs marins antarctiques (Pétrel antarctique *Thalassoica antarctica* Whitehead et al. 1990 ; Fulmar antarctique *Fulmarus glacialoïdes* et Pétrel des neiges *Pagodroma nivea* Jouventin et Weimerskirch 1991, Chastel et al. 1993 ; Phoque de Weddell *Leptonychotes weddellii* Testa et al. 1991, Manchot Adélie Fraser et al. 1992 ; Pétrel bleu *Halobaena caerulea* Guinet et al. 1998). Parallèlement, l'identification de la mortalité accidentelle dans les pêcheries industrielles comme cause possible du déclin de plusieurs populations d'albatros (Weimerskirch et Jouventin 1987, Brothers 1991) a attiré l'attention des chercheurs en écologie et en biologie de la conservation. Bien que les pêcheries puissent agir en compétiteurs pour les espèces proies ciblées par la pêche, c'est en exerçant une capture accidentelle que les pêcheries semblaient représenter la menace la plus importante pour plusieurs espèces d'oiseaux marins.

Cependant, très peu d'études avait examiné les relations entre paramètres climatiques, océanographiques, activités anthropiques (principalement la pêche), survie, recrutement, reproduction et taille de population. Au cours des années 1990, le développement de modèles probabilistes de survie et d'accession à la reproduction (Cormack 1964, Lebreton et al. 1992, Clobert et al. 1994, Nichols et al. 1994, Pradel et Lebreton 1999, Lebreton et Pradel 2002) a constitué une avancée considérable pour l'estimation des paramètres démographiques à partir de données issues de suivis individuels en temps discret, ouvrant également de nouvelles perspectives pour tester des hypothèses en écologie évolutive ainsi que l'effet de covariables sur les paramètres estimés (Kanyamibwa et al. 1990, Nichols et al. 1994). Parallèlement, l'accroissement du nombre et de la durée des suivis individuels en temps discret et des suivis de populations (Wooller et al. 1992) a permis une exploration approfondie de l'impact des changements globaux sur les populations et des mécanismes démographiques sous jacents.

Le Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, au sein duquel j'ai effectué mes recherches, maintient des programmes à long terme de suivi des populations de prédateurs marins dans les Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF) depuis plusieurs décennies, et ce avec le soutien de l'Institut Polaire Paul Emile Victor et de l'administration des TAAF. Ces suivis initiés par Jean Prévost (Prévost 1964) et Jean-Louis Mougin (Mougin et al. 1969) puis poursuivis par les équipes de Pierre Jouventin (Jouventin et Mougin 1981) et Henri Weimerskirch (Weimerskirch et al. 1987), constituent des bases de données démographiques exceptionnelles de part leur durée (plusieurs suivis ont débuté en 1963 et sont toujours en cours), leur qualité et leur diversité (plus de vingt espèces concernées). Initiés dans le but de comprendre la démographie et les stratégies adaptatives des prédateurs marins ainsi que leurs stratégies de migration, ces suivis à long terme ont également pris un intérêt supplémentaire dans le cadre de l'accélération des changements climatiques et de l'augmentation des activités anthropiques liées à la pêche dans l'Océan Austral (Figure 14).

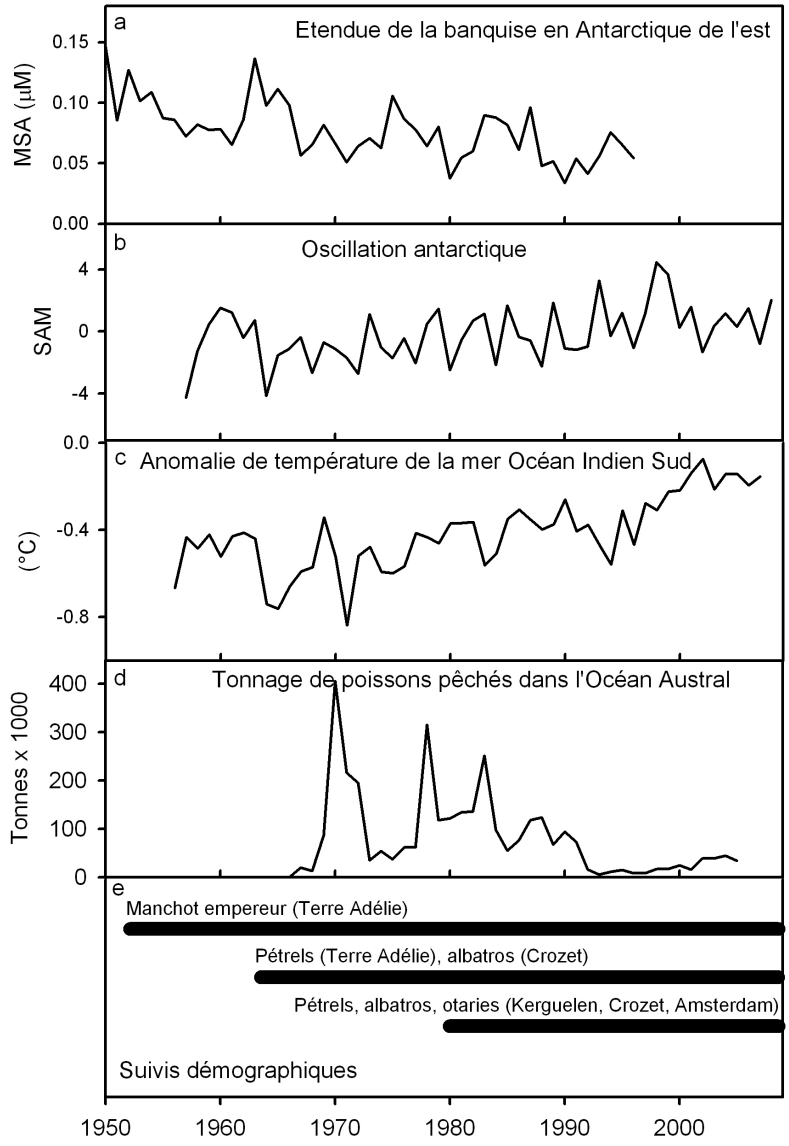

Figure 14. Exemples de changements climatiques, océanographiques et anthropiques dans l'Océan Austral depuis 1950. a) Etendue de la banquise (source : Curran et al. 2003), b) Oscillation antarctique (source : Gareth Marshall), c) Anomalies de température de surface de la mer dans l'Océan Indien Sud 40S-70S 20E-150E (source : NOAA/NCEP/CPC, van den Dool 2007), d) Tonnage de poissons pêchés dans l'Océan Austral (source : Ainley et Blight 2008), e) Principaux suivis individuels par capture-recapture maintenus par l'équipe Prédateurs Marins au CEBC.

Ma principale thématique de recherche et celle des étudiantes et étudiants que j'ai encadrés au cours des sept dernières années a donc porté sur l'influence des facteurs climatiques et anthropiques sur les traits d'histoire vie, la démographie et la dynamique des populations de prédateurs marins endothermes de l'Océan Austral en se basant sur ces suivis à long terme. Le cheminement de mes travaux depuis 2001 jusqu'à aujourd'hui est détaillé dans la deuxième partie de ce mémoire. Une partie de ces recherches a été réalisée personnellement, parfois en collaboration avec d'autres chercheurs, mais souvent à travers les travaux d'étudiant(e)s de DEA (Diplôme d'Etudes Approfondies), de Master, d'EPHE (Ecole Pratique des Hautes Etudes) et de thésard(e)s. La seconde partie du mémoire commence par une brève présentation de l'Océan Austral, des prédateurs marins endothermes et des sites d'études, puis se poursuit par une description des travaux.

Deuxième partie

6

L'Océan Austral et les prédateurs marins endothermes

Dans les espaces au-delà du cercle polaire, le blanc et le silence, le minéral et le froid fabriquent une esthétique de la rareté, un temps dépouillé, sec et translucide. Michel Onfray (Esthétique du pôle Nord).

6.1 L'Océan Austral et sa variabilité

L'Océan Austral est une composante majeure du système climatique et l'un des plus grands écosystèmes marins de la planète (Figure 15). De part sa position géographique il connecte l'Océan Atlantique avec les océans indien et pacifique. Il est également à l'origine de téléconnections atmosphériques et océaniques au niveau du globe. Formé il y a environ 20 millions d'années suite à la dislocation du Gondwana et à l'ouverture du passage de Drake entre l'Amérique du Sud et la Péninsule Antarctique, il se caractérise principalement par un courant marin circumpolaire d'Ouest en Est entre les latitudes 50°S et 65°S, des réseaux trophiques relativement simples et une structuration latitudinale des masses d'eaux de température et de salinité différentes, séparées par des fronts océaniques (Knox 2007). Le courant circumpolaire antarctique et les fronts océaniques délimitent des zones où les conditions environnementales sont relativement stables et structurent les écosystèmes. Le moteur principal du courant circumpolaire est le régime permanent des vents d'ouest, ceux-ci ne rencontrant aucune barrière continentale sur leur trajet d'ouest en est autour du continent antarctique.

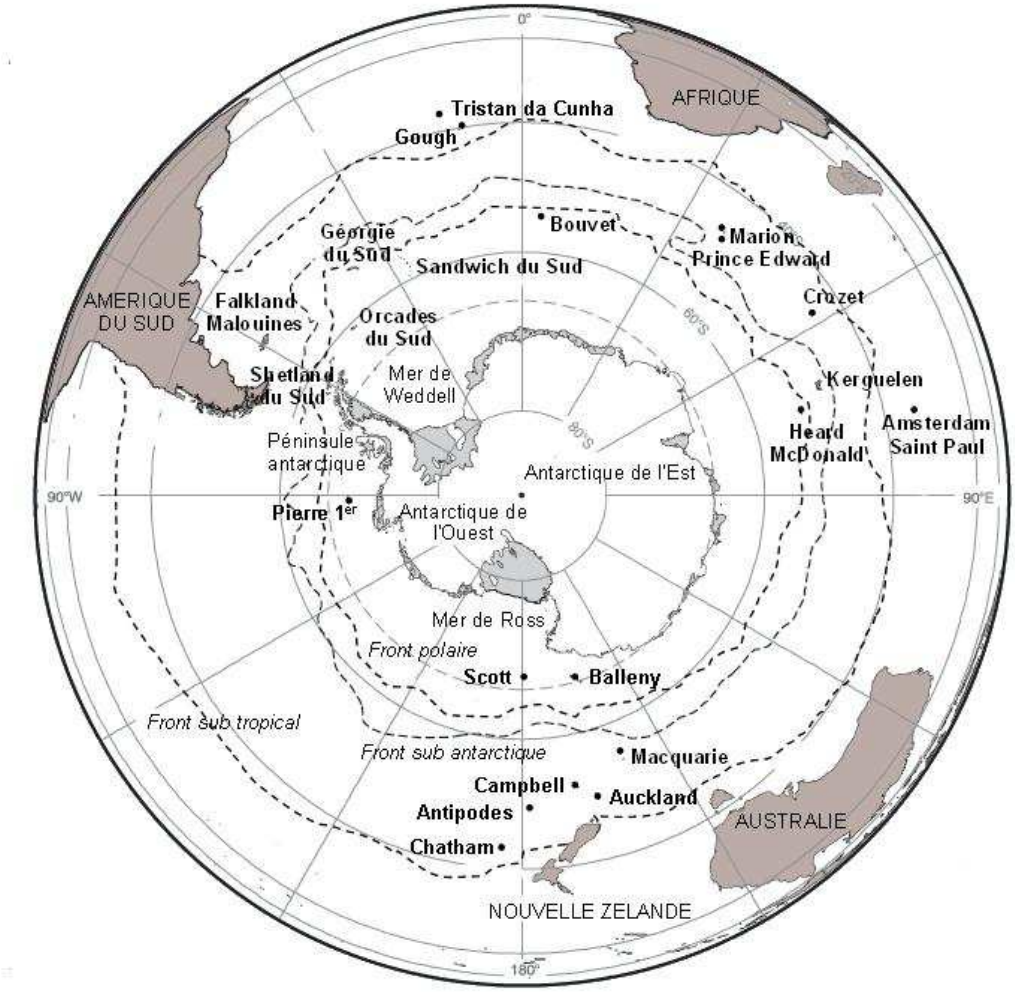

Figure 15. L'Océan Austral et les principales îles où se reproduisent les prédateurs marins endothermes.

Un autre facteur structurant des écosystèmes est la saisonnalité très marquée de l'environnement polaire (Clarke 1988). La variation saisonnière du rayonnement solaire associée à celle de l'étendue de la banquise produit de fortes variations de la température et de la lumière (Okada et Yamanouchi 2002). Ces variations saisonnières sont déterminantes pour le fonctionnement des écosystèmes. Les changements de température de l'eau ont une influence sur les processus physiologiques des espèces marines, et les tolérances aux températures sont des déterminants majeurs des limites géographiques des espèces (Mackintosh 1960, Hempel 1985, Longhurst 1998, Peck et al. 2004, Peck 2005). Cependant, pour la plupart des espèces, ce sont les fluctuations saisonnières de la disponibilité en nourriture qui déterminent les processus biologiques (Laws 1983, Clarke 1985, Peck et al. 2005, Knox 2007). En été, une courte période de deux à trois mois pendant laquelle les conditions sont favorables à la productivité primaire (lumière, température), permet le développement du phytoplancton généralement dominé par des espèces de diatomées (Laws 1983, Clarke 1985, Hempel 1985, Clarke et Leakey 1996, Smetaceck et al. 2004). Cette saisonnalité se propage dans les réseaux trophiques et les consommateurs mettent à profit ce court été austral pour se reproduire. De telles contraintes physiques et biologiques ont particulièrement favorisé l'évolution de deux stratégies d'histoire de vie, des espèces de petite taille se développant rapidement et des prédateurs de grande taille qui sont généralement très mobiles. C'est cette saisonnalité extrême de la

production primaire qui limite la longueur et la complexité des réseaux trophiques (Everson 1977, Clarke 1985), le flux dominant étant diatomées → zooplancton → prédateurs.

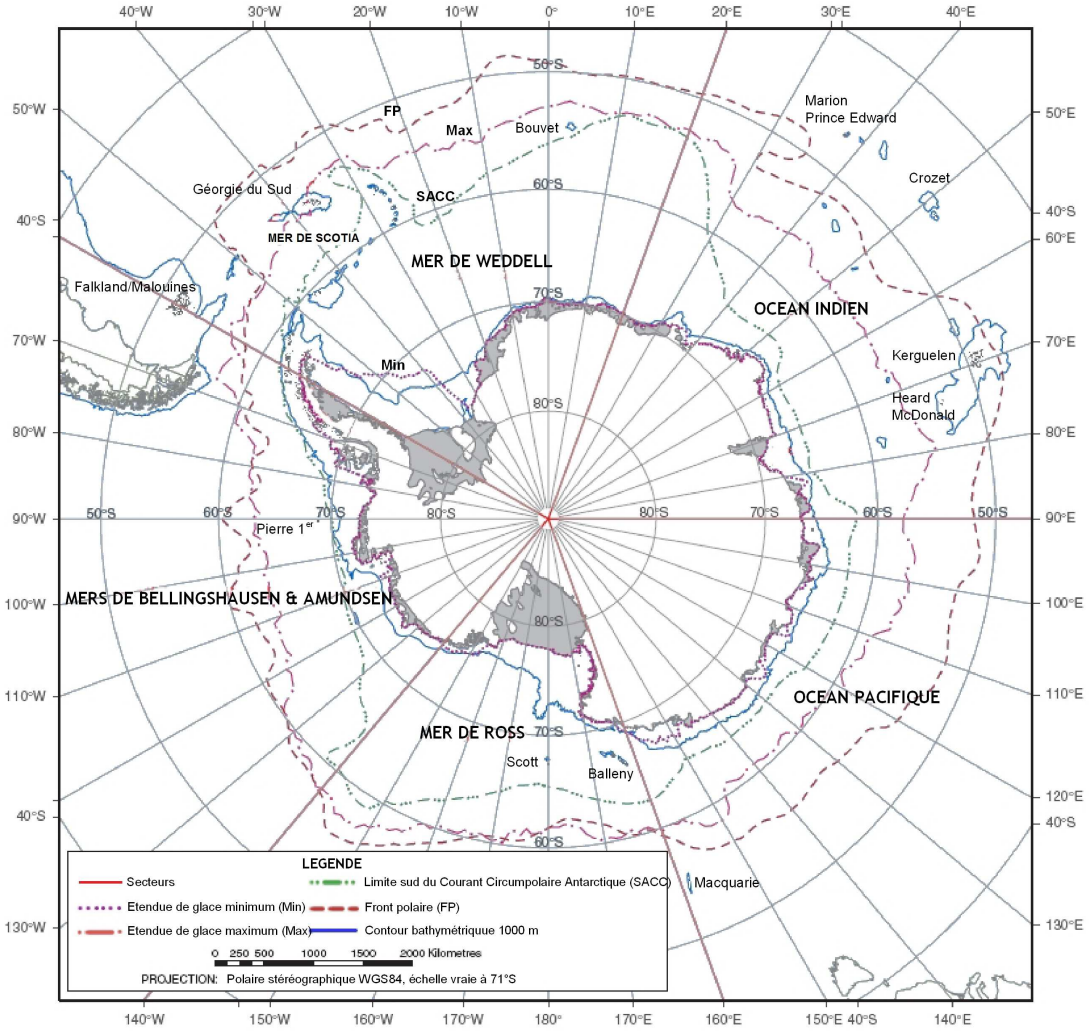

Figure 16. Principales caractéristiques physiques de l'Océan Austral (source : Nicol et al. 2008).

L'Océan Austral présente cependant un certain degré d'hétérogénéité (Figure 16). Une hétérogénéité nord-sud créée par les zones frontales océaniques où la productivité primaire estivale est généralement élevée, stimulée par la convergence d'eaux froides riches en nutriments et d'eaux plus chaudes. Une hétérogénéité créée par les tourbillons des mers de Ross et de Weddell, ainsi que par les zones à écoulement turbulent résultant de la rencontre du courant circumpolaire avec d'autres courants (courant des Aiguilles) ou encore de l'accélération du courant circumpolaire au niveau du passage de Drake. Une hétérogénéité créée par les reliefs sous marins (plateau des Kerguelen, îles et monts sous marins d'origine volcanique) générant également des zones turbulentes dans leur partie orientale. Enfin une hétérogénéité liée à la formation saisonnière de la glace de mer. Cette dernière joue un rôle capital dans la productivité primaire de l'Océan Austral. Le substrat solide formé par la banquise constitue un habitat particulier où se développent des communautés microbiennes et algales au dépend desquelles vont se nourrir plusieurs espèces de crustacés et de poissons dont dépendent directement les prédateurs marins endothermes pour se nourrir (Figure 17 ; Hubold 1985, Loeb et al. 1997, Brierley et al. 2002, Nicol et al. 2000, Nicol 2006, Knox 2007).

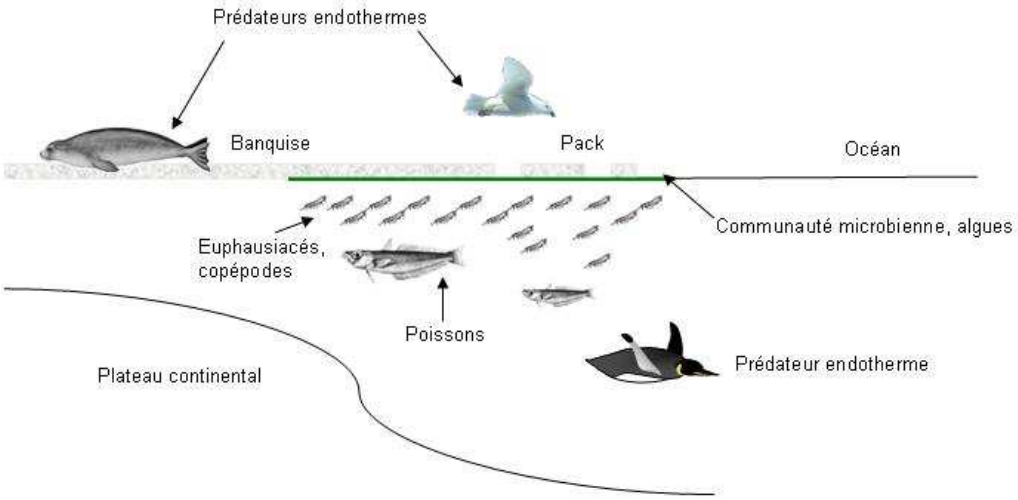

Figure 17. Représentation schématique du réseau trophique associé à la banquise. Sources : Hubold (1985), Loeb et al. (1997), Brierley et al. (2000), Nicol et al. (2000), Nicol (2006).

L'Océan Austral présente également une variabilité au niveau de ses écosystèmes. Différentes régions sont dominées par différents réseaux trophiques. Par exemple, le réseau trophique de l'écosystème de la Mer de Scotia (voir Figure 16) est essentiellement basé sur le krill *E. superba* (Murphy et al. 2007), alors que celui de l'Océan Austral au sud de l'Océan Indien est principalement basé sur les poissons Myctophidés et dans une moindre mesure les Euphausiacés (Ridoux 1994, Cherel et al. 2002a, 2002b, 2002c, 2008, Nicol et al. 2000, Nicol 2006). Même au sein des réseaux trophiques basés sur les Euphausiacés il existe des différences du fait d'une variabilité interspécifique des tolérances à la température des Euphausiacés (Everson 2000). L'espèce *E. crystallorophius* se trouve principalement dans les zones côtières et néritiques du continent Antarctique, l'espèce *E. vallentini* fréquente plutôt les eaux au nord du front polaire, et entre ces deux espèces se trouvent d'autres espèces telles que *E. superba*, *E. frigida* et *E. tricantha*. Par conséquent, on peut s'attendre à ce que les réponses des prédateurs marins endothermes aux changements affectant l'Océan Austral dépendent des réseaux trophiques au sein desquels ils résident.

L'Océan Austral, comme de nombreuses régions de la planète, est également le cadre de plusieurs changements climatiques et océanographiques. A l'échelle de temps qui nous intéresse plus particulièrement, c'est-à-dire les 50 dernières années correspondant à la période pour laquelle nous disposons de suivis de populations, les principaux changements sont (Figure 18):

- Une augmentation des températures atmosphériques, particulièrement dans les régions voisines de la Péninsule Antarctique (King 1994, Quayle et al. 2002, Vaughan et al. 2003), mais également au niveau de la zone sub antarctique (Macquarie : Adamson et al. 1988 ; Kerguelen : Frenot et al. 1997 ; Heard : Budd 2000, Thost et Truffer 2008; Marion : Smith 2002), et bien que de plus faible amplitude sur le continent Antarctique (Steig et al. 2009).
- Une augmentation des températures de l'océan en surface (Xue et al. 2003, Alory et al. 2007) et dans les 800 à 1000 premiers mètres (Gille 2002, Levitus et al. 2005).
- Un retrait des glaciers en Péninsule Antarctique et sur plusieurs îles sub antarctiques (Frenot et al. 1997, Ruddell 2005).

- Une diminution de l'étendue de la banquise à une échelle globale (de la Mare 2009) et régionale (Curran et al. 2003) entre les années 1950-1970.
- Une augmentation de la durée de présence de la banquise au large de la mer de Ross, et une diminution sur le pourtour de la Péninsule Antarctique et dans le sud de l'Océan Indien (Parkinson 2002, 2004), depuis la fin des années 1970.
- Une diminution de la quantité d'ozone stratosphérique (Farman et al. 1985) et une augmentation conséquente du rayonnement ultraviolet en surface depuis la fin des années 1970.
- Une augmentation de la circulation des vents d'ouest (SAM, Thompson et Solomon 2002) due en grande partie à une diminution de la concentration en ozone stratosphérique (Arblaster et Meehl 2006).
- Une diminution de la salinité des eaux profondes en Antarctique de l'est (Jacobs et al. 2002).

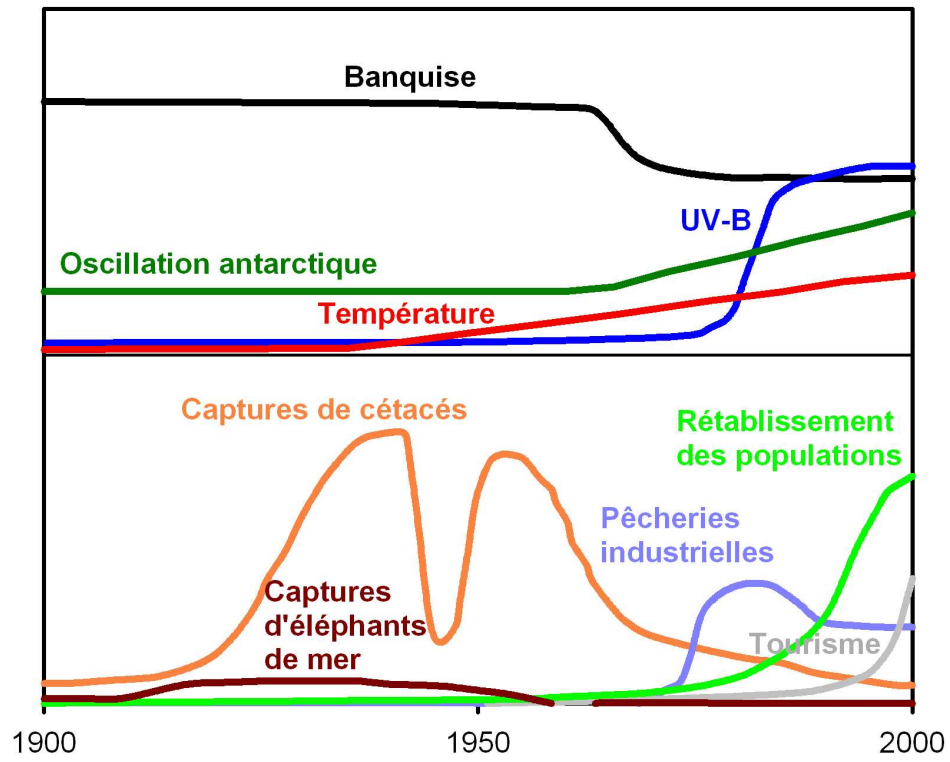

Figure 18. Illustration schématique des grands changements climatiques/océanographiques (en haut) et anthropiques (en bas) observés dans l'Océan Austral. Les magnitudes des changements ne sont pas représentées sur une échelle commune. Complété d'après Croxall et Nicol (2004).

Certains de ces changements en cours vont se poursuivre selon les prédictions issues des modèles climatiques comme le montre la figure 19.

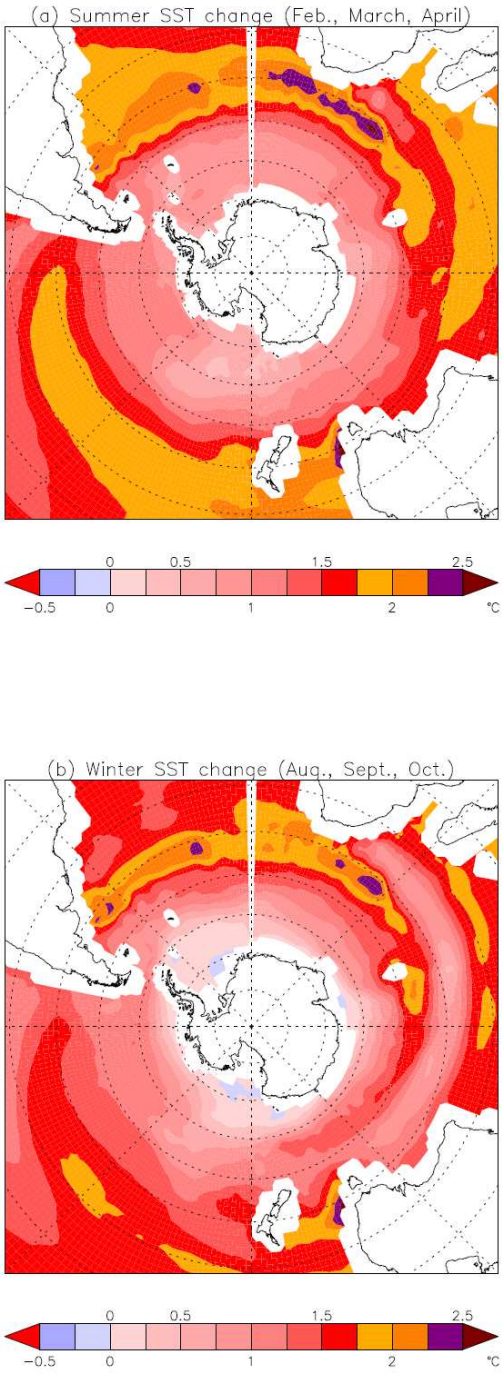

Figure 19. Moyenne des changements des températures de surface de la mer en été (en haut) et en hiver (en bas) entre 2000 et 2100 estimés par un ensemble de 19 modèles climatique. Source : Turner et al. sous presse.

A des échelles de temps plus longues, l'Océan Austral a également connu des changements climatiques et océanographiques importants. Une intensification importante des régimes de vent d'ouest a eu lieu entre 6000 et 5000 ans avant l'époque actuelle et depuis 1200 à 1000 ans associée à de fortes variations de température, d'étendue de glace et de productivité océanique au cours de l'Holocène (Burckle et Cirilli 1987, Cunningham et al. 1999, Masson et al. 2000, Stenni et al. 2001, Masson-Delmotte et al. 2004). Ces changements ont eu des répercussions aux niveaux trophiques supérieurs et notamment chez les prédateurs supérieurs. L'étude de restes fossiles de manchots à l'aide de techniques isotopiques sur plusieurs colonies abandonnées en Péninsule Antarctique, en mer de Ross et dans l'est de l'Antarctique a permis de mettre en évidence des périodes d'occupation et d'abandon des sites de reproduction en lien

avec des changements d'étendue de la glace de mer correspondant à des périodes de refroidissement (Sun et al. 2000, Emslie et Woehler 2005, Emslie et al. 2007). En mer de Ross la plupart des colonies de manchot Adélie semblent s'être établies seulement durant les deux derniers millénaires lorsque les conditions d'englacement sont devenues plus favorables permettant aux oiseaux d'effectuer des allers-retours entre leur nid et des zones de pack où ils trouvent leur nourriture (Emslie et al. 2007).

Les résultats obtenus chez une autre espèce, le pétrel des neiges, à partir également de techniques isotopiques effectuées sur de l'huile stomacale figée et déposée à l'entrée des nids (le mumiyo), suggèrent également des phases d'occupation et d'abandon des sites de reproduction en fonction des avancées et retraits de la glace sur ces sites (Hiller et al.1988, 1995, Verkulich et Hiller 1994, Steele et Hiller 1997), ainsi qu'une influence de l'étendue de la glace de mer sur le régime alimentaire (Ainley et al. 2006). Les variations climatiques océanographiques au cours de l'Holocène et du Pléistocène ont donc très probablement affecté les populations de plusieurs espèces de prédateurs marins endothermes en Antarctique. L'absence de restes fossiles sur le îles subantarctiques n'a pas permis jusqu'à présent de mettre en évidence de telles covariations pour les espèces se reproduisant sous ces latitudes.

6.2 Les prédateurs marins endothermes de l'Océan Austral

Les prédateurs marins endothermes sur lesquels j'ai effectué l'essentiel de mes recherches et celles des étudiants que j'ai encadrés sont des populations d'albatros, de pétrels et de manchots ainsi que d'otaries et d'orques de l'Océan Indien sud et de l'Océan Austral (Figure 20). Les îles des Terres Australes et Antarctiques Françaises (îles Crozet, Kerguelen, Amsterdam, Saint Paul et la Terre Adélie sur le bord du continent Antarctique) hébergent une cinquantaine d'espèces qui viennent se reproduire à terre où il est relativement facile de les étudier.

Figure 20. Quelques espèces de prédateurs marins endothermes des TAAF pour lesquelles des suivis à long terme ont été effectués. En haut : biome sub tropical, au milieu : biome sub antarctique, en bas : biome antarctique.

L'ensemble des travaux concernant l'écologie alimentaire effectués sur cette communauté de prédateurs montre que dans cette région de l'Océan Austral le réseau trophique de l'écosystème est essentiellement basé sur les Myctophidés et les Euphausiacés (Figure 21). Il existe une forte association entre la présence du phytoplancton, des herbivores (Euphausiacés et Copépodes) et de leurs prédateurs (Tynan 1998). Comme il a été mentionné plus haut les variations climatiques saisonnières exercent une influence considérable sur la base de ce réseau trophique et donc sur les proies des prédateurs marins. A l'échelle inter-annuelle l'effet des variations climatiques commence à être relativement bien documenté pour certains écosystèmes, en particulier pour la zone de glace saisonnière de l'Océan Austral. Notamment, il existe une relation étroite entre l'abondance de certaines espèces d'Euphausiacés (le krill) et la couverture de glace. Les années à forte couverture de glace (étendue et concentration) sont généralement caractérisées par une forte abondance de krill, et *vice versa* (Loeb et al. 1997, Nicol et al. 2000). Le krill bénéficie de la banquise car cette dernière agit en tant que support de micro algues et lui procure des ressources alimentaires favorisant sa reproduction et sa survie. La glace de mer procure également au krill et à d'autres espèces inféodées à ce milieu une protection vis-à-vis des prédateurs. Ainsi, la diminution de l'abondance de krill à l'échelle de l'Océan Austral au cours du 20ème siècle (Atkinson et al. 2004) est très probablement liée à une diminution majeure de l'étendue de la banquise (de la Mare 1997, 2009). Dans les océans de l'hémisphère nord et en Arctique où le suivi du plancton a été effectué depuis plusieurs décennies, le cycle de développement, l'abondance et la distribution de Copépodes ont été fortement influencés par le réchauffement de la température de l'eau de mer (Hays et al. 2005). Il est donc probable que les espèces de plancton de l'Océan Austral répondent de manière similaire.

La communauté Antarctique d'oiseaux et de mammifères marins se nourrit exclusivement dans la zone de glace saisonnière pendant la moitié estivale de l'année (Ainley et Jacobs 1981, Ainley et al. 1998). Plusieurs espèces d'oiseaux et mammifères marins se reproduisant à des latitudes situées plus au nord viennent se nourrir dans cette zone pendant la période de reproduction (Weimerskirch et al. 1993, Catard et al. 2000, Biuw et al. 2007). Par conséquent, on peut vraisemblablement penser que les changements climatiques et océanographiques dans l'Océan Austral affectent l'abondance et/ou la disponibilité des principales espèces proies des oiseaux et mammifères marins avec un impact potentiel sur les traits d'histoire de vie de ces derniers. C'est le postulat sur lequel je me suis basé au cours de mes recherches, et à partir duquel j'ai recherché s'il existait des relations entre variables climatiques/océanographiques et traits d'histoire de vie (démographiques, phénologiques, distribution) des prédateurs marins endothermes.

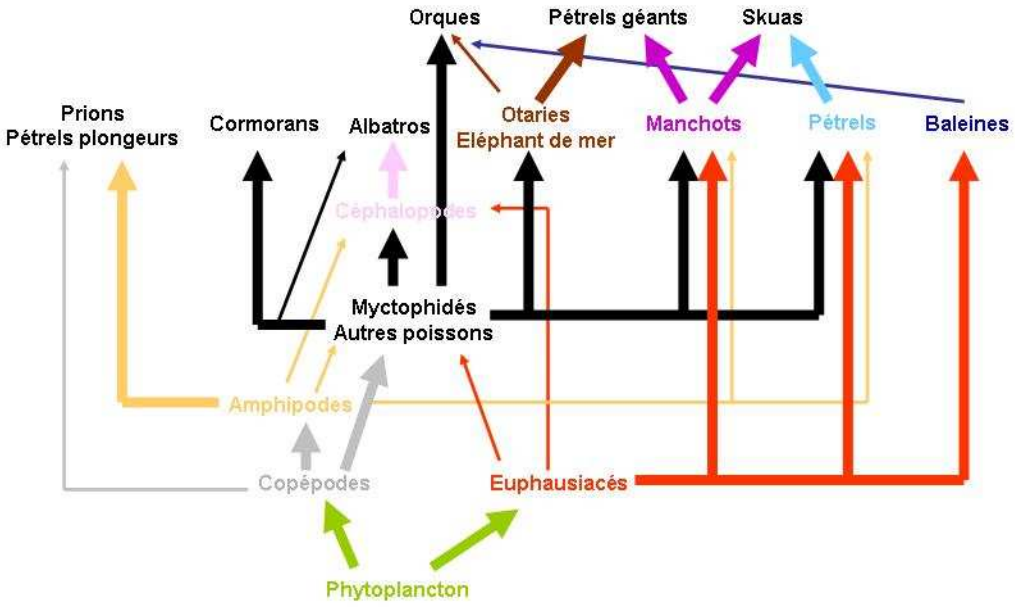

Figure 21. Représentation schématique simplifiée illustrant les principaux flux du réseau trophique de l'écosystème de l'Océan Indien sud, montrant l'importance des poissons Myctophidés et des Euphausiacés. Sources : Ridoux (1994), Cherel et al. (2002a), (2002b), (2002c), (2008) et Cherel (com. pers.).

Plusieurs facteurs confondants peuvent compliquer la détection de ces relations. Bien qu'il constitue une région du globe difficile d'accès, l'Océan Austral a historiquement été exploité par l'homme (Figure 18). Aux 19ème et 20ème siècles l'exploitation à grande échelle pour la graisse des otaries à fourrure (*Arctocephalus* sp.), des éléphants de mer (*Mirounga leonina*), des cétacés, de certaines espèces de manchots, et depuis le dernier tiers du 20ème siècle celle des poissons et crustacés a probablement affecté de manière importante les interactions entre les différentes composantes des réseaux trophiques et la dynamique des écosystèmes (Laws 1977). La très forte exploitation jusqu'à quasi extinction dans certains cas des populations de plusieurs espèces de cétacés a vraisemblablement eu des conséquences importantes pour les populations de manchots et d'otaries en augmentant les ressources disponibles pour ces derniers (l'hypothèse du surplus de krill, Law 1977) et en diminuant la pression de prédation sur plusieurs espèces comme par exemple celle exercée par les orques (Ainley et al. 2005). Des analyses isotopiques du carbone et de l'azote de restes d'ossements, de plumes et de coquilles prélevés dans des colonies fossiles de manchot adélie révèlent un changement abrupt du régime alimentaire depuis les 200 dernières années environ (Emslie et

Patterson 2007). Les manchots semblent essentiellement s'alimenter de krill depuis 200 ans, alors qu'ils consommaient des proies ayant un niveau trophique supérieur (Myctophidés entre autres) au cours des 8000 dernières années. Ces résultats sont cohérents avec l'hypothèse d'un surplus de krill engendré par l'exploitation massive des otaries et des baleines, surplus qui aurait bénéficié à plusieurs espèces d'oiseaux et de mammifères marins de l'Océan Austral.

De même, le développement des pêcheries industrielles depuis les années 1960 dans l'Océan Austral a pu affecter les populations de prédateurs en modifiant les interactions entre espèces au sein des réseaux trophiques (Ainley et Blight 2008). Il convient par conséquent d'être prudent dans l'interprétation des effets des changements climatiques sur les populations de prédateurs qui peuvent être en partie confondues avec les dynamiques post-exploitations des ressources de l'Océan Austral. Parmi les conséquences de l'exploitation des ressources marines de l'Océan Austral par l'homme figurent les prises accidentelles d'espèces non ciblées, notamment des prédateurs marins endothermes. De nombreuses espèces d'oiseaux et de mammifères marins suivent les bateaux de pêche, attirés par les déchets alimentaires et les rejets de pêche. Derrière les palangriers, les oiseaux tentant d'attraper les appâts fixés sur les hameçons des lignes lors de la mise à l'eau de palangres se retrouvent eux-mêmes hameçonnés et périssent noyés (Figure 22) lors de l'immersion de la palangre (Brothers 1991).

Figure 22. En haut : Groupe d'oiseaux marins à l'arrière d'un bateau palangrier. Les lignes d'effarouchement (banderoles rouges) disposées à l'arrière d'un bateau pour empêcher les oiseaux d'accéder aux lignes sont visibles. En bas : Pétrel géant mort accroché à un hameçon fixé sur une ligne de palangre.

Derrière les chalutiers, oiseaux et mammifères marins peuvent mourir étranglés ou noyés dans le filet ou après avoir heurté les câbles de traction du chalut (Baker et al. 2002). Ainsi chaque année environ 300 000 cétacés et autant d'oiseaux marins sont tués dans les engins de pêche (principalement palangres, filets et chaluts). On peut donc s'attendre à un effet négatif de ces pêcheries *via* la mortalité accidentelle sur les taux vitaux et les populations de certaines espèces de prédateurs. Néanmoins, ces pêcheries offrent des ressources alimentaires supplémentaires (rejets, déchets) qui peuvent bénéficier à certaines espèces (Thompson 1992, Oro et al. 1995).

7

Sites d'études, données et approches analytiques

7.1 Les sites d'étude

Les Terres Australes et Antarctiques Françaises (Figure 23) hébergent une cinquantaine d'espèces de prédateurs marins supérieurs (Jouventin et Weimerskirch 1991) et, de part les positions géographiques des différentes îles, offrent un large panel de conditions environnementales allant de milieux océaniques sub tropicaux à polaires. Des paramètres fondamentaux comme le climat, la température de l'eau, la structure des réseaux trophiques et les communautés de prédateurs varient fortement d'un écosystème à l'autre (Knox 2007). Les prédateurs marins endothermes fréquentent ces îles pendant la période de reproduction pendant laquelle ils viennent à terre pour pondre leurs œufs ou mettre bas. C'est pendant cette période que les animaux deviennent facilement accessibles (le reste de l'année les animaux sont en mer) et que les dénombrements et manipulations (marquage, etc.) peuvent s'effectuer. Des sites d'études similaires existent sur quelques autres îles de l'Océan Austral et sur le pourtour du continent Antarctique, ce qui permet d'effectuer des comparaisons inter et intra spécifiques concernant les traits d'histoire de vie et l'impact des changements globaux.

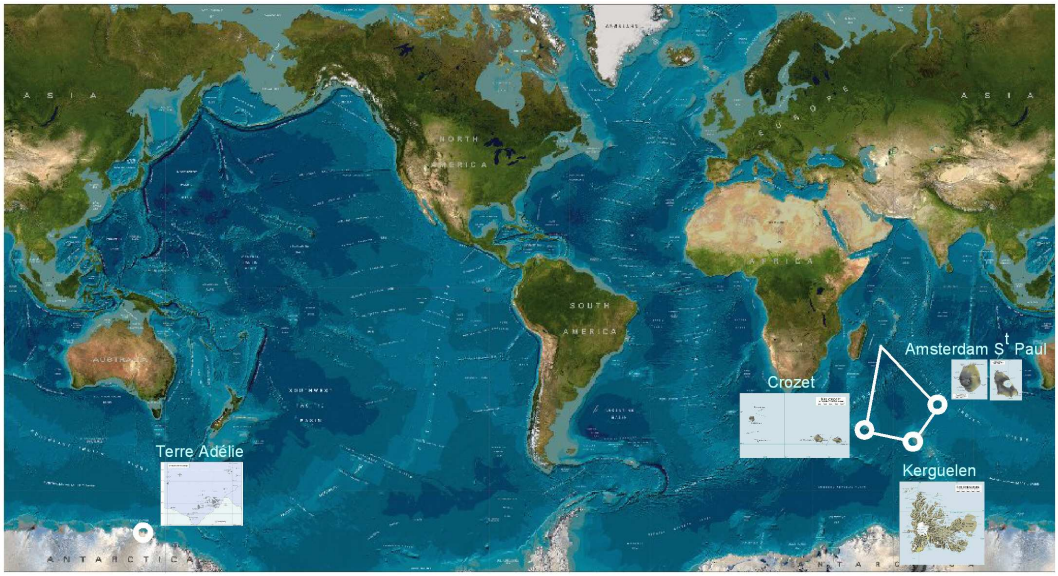

Figure 23. Localisation des Terres Australes et Antarctiques Françaises où sont effectués les suivis à long terme des populations d'oiseaux et mammifères marins, et des trajets en mer du navire d'approvisionnement Marion Dufresne à partir duquel sont effectuées les observations en mer.

7.2 Les données à long terme

Les données biologiques utilisées sont des données de suivi individuel par capture-marquage-recapture (CMR), des données de dénombrement d'individus reproducteurs, des données de phénologie de reproduction, des données de distribution en mer par observation directe à bord des navires et par télémétrie. Les données de CMR sont issues du marquage des individus et de la relecture de ces marques au cours de sessions d'observation (généralement de une à trois fois par an) *via* la recapture physique des individus ou la relecture à distance des marques à l'aide de jumelles. Les marques utilisées sont des bagues pour les oiseaux, des marques similaires aux boucles d'oreilles utilisées par les éleveurs pour les phoques, ou encore des marques naturelles (taches sur le pelage ou encoches sur les ailerons) pour les phoques et les orques.

Ces données constituent des histoires de vie individuelles qu'il est possible d'analyser à l'aide d'outils méthodologiques initialement proposés par Cormack (1964), Jolly (1965) et Seber (1965) puis développés récemment (Lebreton et al. 1992, Williams et al. 2002). Les données de dénombrement sont issues de comptages effectués avec un pas de temps généralement annuel du nombre de couples reproducteurs dans des colonies échantillons. Les données de phénologie sont des dates de première arrivée, de première ponte ou d'éclosion collectées au cours de passages fréquents (journalier ou tous les deux jours) sur des colonies échantillons. Les données de distribution en mer sont des données de présence/absence et d'abondance collectées au niveau spécifique lors des traversées maritimes entre l'île de La Réunion et les îles Crozet, Kerguelen, Amsterdam et Saint Paul. Au cours de ces traversées des observateurs ont systématiquement noté l'abondance et la présence de toutes les espèces d'oiseaux et de mammifères marins selon des protocoles standardisés.

L’ensemble de ces données sont collectées chaque année grâce à la présence de Volontaires Civils à l’Aide Technique (VCAT) qui « hivernent » pendant une durée de 14 mois sur les bases scientifiques permanentes installées sur les îles des TAAF, ainsi que lors de missions de plus courte durée (les campagnes d’été) effectuées par des étudiants, et/ou du personnel du CEBC. Les VCAT sont employés par l’Institut Polaire Paul Emile Victor et reçoivent une formation au CEBC avant leur départ dans les TAAF.

Au cours de mes recherches j’ai pu étudier les réponses démographiques et écologiques de plusieurs espèces de prédateurs marins (Tableau 1) aux changements climatiques et aux activités de pêche au chalut et à la palangre en utilisant ces données à long terme.

*Tableau 1. Caractéristiques des espèces étudiées dans ce travail et durée des suivis (en années) par capture-marquage-recapture. * indique les suivis qui ne sont plus en cours actuellement. Pois. = poissons, Céph. = céphalopodes, Crus. = crustacés. UICN = degré de menace selon les critères de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature. LC = préoccupation mineure, NT = quasi menacé, VU = vulnérable, EN = en danger, CR = en danger critique d'extinction.*

Espèce	**Masse (g)**	**Fréq. de reproduction**	**Régime alimentaire**	**Habitat d'alimentation**	**Site**	**Biome**	**UICN**	**Suivis CMR**
Manchot empereur *Aptenodytes forsteri*	20200-41000	Annuelle	Pois.>Céph.>Crus.	Néritique-Océanique/ Mésopélagique	Terre Adélie	Antarctique	LC	32*
Manchot Adélie *Pygoscelis adeliae*	3640-8180	Annuelle	Crus.>Pois.	Néritique-Océanique/Epipélagique	Terre Adélie	Antarctique	LC	13*
Albatros hurleur *Diomedea exulans*	6720-11910	Bisannuelle	Céph.>>Pois.	Océanique/Surface	Crozet	Sub antarctique	VU	48
Albatros d'Amsterdam *Diomedea amsterdamensis*	5000-8000	Bisannuelle	Céph.>>Pois.	Océanique/Surface	Amsterdam	Sub tropical	CR	25
Albatros à sourcils noirs *Thalassarche melanophris*	2840-4660	Annuelle	Pois.>Céph.	Néritique/Surface	Kerguelen	Sub antarctique	EN	27
Albatros à bec jaune *Thalassarche carteri*	2490-2930	Annuelle	Pois.>Céph.	Océanique/Surface	Amsterdam	Sub tropical	EN	35
Albatros fuligineux à dos sombre *Phoebetria fusca*	2100-3250	Bisannuelle	Céph.>Pois.	Océanique/Surface	Crozet	Sub antarctique	EN	13
Fulmar antarctique *Fulmarus glacialoides*	720-940	Annuelle	Pois.>Crus.	Néritique-Océanique/Surface	Terre Adélie	Antarctique	LC	45
Pétrel des neiges *Pagodroma nivea*	202-490	Annuelle	Pois.-Crus.>Céph.	Néritique-Océanique/Surface	Terre Adélie	Antarctique	LC	45
Pétrel bleu *Halobaena caerulea*	150-250	Annuelle	Pois.>Crus.	Océanique/Surface	Kerguelen	Sub antarctique	LC	23
Prion de Belcher *Pachyptila belcheri*	120-180	Annuelle	Crus.	Océanique/Surface	Kerguelen	Sub antarctique	LC	23
Pétrel à menton blanc *Procellaria aequinoctialis*	1100-1500	Annuelle	Pois.-Crus.>Céph.	Océanique/Surface	Crozet	Sub antarctique	VU	23
Pétrel gris *Procellaria cinerea*	950-1200	Annuelle	Céph.>Pois.	Océanique/Surface	Kerguelen	Sub antarctique	NT	23
Pétrel à tête blanche *Pterodroma lessonii*	580-810	Bisannuelle	Céph.>Crus.	Océanique/Surface	Kerguelen	Sub antarctique	LC	23

Les données environnementales utilisées sont les données météorologiques locales, des indices climatiques globaux, les données d'effort de pêche et les données de mortalité accidentelle. Les données climatiques (Tableau 2) concernent essentiellement la température atmosphérique, la température de l'eau de mer, la hauteur de la surface de la mer, l'étendue et la concentration de la banquise et la pression atmosphérique. Elles sont collectées *via* un réseau de navires, de stations météorologiques, de bouées dérivantes et de satellites, et centralisées sur des bases de données disponibles sur Internet. Les données météorologiques locales reflètent les variations de paramètres atmosphériques et océaniques d'une région à l'échelle des heures ou des jours et décrivent ce que l'on appelle couramment la météo.

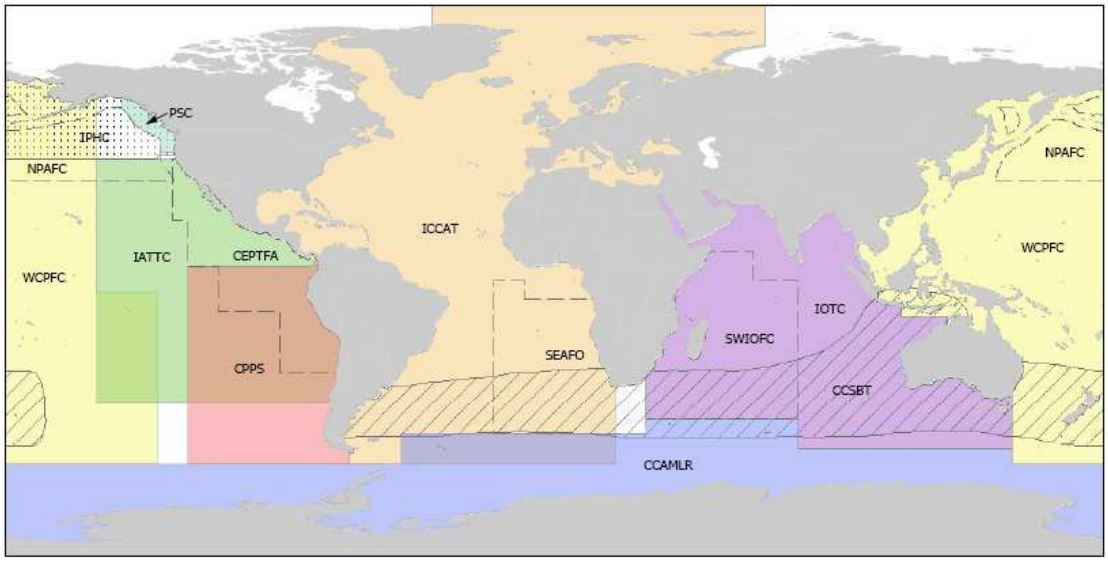

Figure 24. Carte montrant les zones océaniques gérées par les 13 organisations régionales de gestion des pêches. Source : BirdLife International.

Les indices climatiques globaux décrivent les conditions météorologiques ou océanographiques moyennes d'une région géographique. Les flux d'air sont principalement régulés par des processus atmosphériques contrôlés par la topographie et la nature de la surface terrestre (océan-terre). Les climats de différentes régions du globe sont le résultat de mouvements spécifiques de masses d'air au niveau de ces régions. Ces mouvements peuvent cependant varier à cause de processus internes ou externes (réchauffement de l'atmosphère) et engendrer des variations climatiques à l'échelle saisonnière, annuelle ou interannuelle sur de vastes régions géographiques. Ces indices climatiques globaux sont généralement dérivés de données météorologiques telles que la pression atmosphérique ou la température (Wallace et Gutzler 1981). Des relations étroites ont été démontrées entre ces indices climatiques globaux et des processus écologiques dans diverses régions du globe et dans divers écosystèmes (Stenseth et al. 2003, Hallett et al. 2004). Par exemple, l'indice d'oscillation australe (SOI) correspond à la différence de pression atmosphérique entre Tahiti et Darwin (Australie). Le phénomène El Niño correspond à de fortes valeurs négatives de cet indice, alors que le phénomène La Niña correspond à de fortes valeurs positives. L'indice SOI a des répercutions climatiques et océanographiques dans l'Océan Austral *via* des téléconnexions atmosphériques et océaniques.

Les données d'effort de pêche (Tableau 3) concernent le nombre d'hameçons filés par les palangriers industriels (navire de pêche pêchant spécifiquement avec des palangres) et le nombre d'heures de

chalutage effectuées par les chalutiers industriels. Ces données sont collectées par les capitaines des navires lors des campagnes de pêche à l'échelle des organisations régionales de gestion des pêches et disponibles sur Internet (Figure 24). Les données de mortalité accidentelle sont issues des programmes de surveillance des pêches et sont collectées par des observateurs de pêche embarqués sur les palangriers et les chalutiers. Ces données concernent le nombre d'individus d'espèces non ciblées par les pêcheries qui sont capturés et tués accidentellement par les engins de pêche. Cependant, toutes les organisations régionales de gestion des pêches ne disposent pas d'un réseau d'observateur et il n'existe actuellement aucune donnée de mortalité accidentelle pour certaines pêcheries.

Tableau 2. Indices climatiques globaux et variables océanographiques utilisées pour examiner l'impact des changements climatiques sur les prédateurs marins.

Indice climatique	**Acronyme**	**Définition**	**Effet dans l'Océan Indien sud**	**Site internet**
Indice d'Oscillation Australe	SOI	Différence de pression atmosphérique entre Tahiti et Darwin	SOI < 0 = réchauffement des eaux ; synchrone ou avec décalage temporelle de 3 à 4 ans	www.cgd.ucar.edu www.bom.gov.au
Oscillation Antarctique	SAM	Différence de pression atmosphérique entre 40°S et 65°S	SAM < 0 = diminution des vents d'ouest ; réchauffement des eaux	www.nerc-bas.ac.uk
Dipôle de l'Océan Indien	IOD	Différence de SST entre l'ouest et l'est de l'Océan Indien	IOD < 0 = diminution des vents d'ouest ; réchauffement des eaux	www.jamstec.go.jp
Variable climatique				
Température atmosphérique	T	°C		iridl.ldeo.columbia.edu Météo France
Température de surface de la mer	SST	°C		iridl.ldeo.columbia.edu
Concentration de la banquise	SIC	Pourcentage de recouvrement de la surface de la mer par de la glace		iridl.ldeo.columbia.edu
Etendue de la banquise	SIE	Distance entre le continent Antarctique et là où la concentration de glace est inférieure à 15%		iridl.ldeo.columbia.edu
Anomalie de hauteur de la mer	SSH	mm	Reflète la dilatation de la colonne d'eau ; SSHA > 0 = colonne d'eau plus chaude	podaac.jpl.nasa.gov iridl.ldeo.columbia.edu

Tableau 3. Organisations régionales de gestion des pêches concernées par le problème de la mortalité accidentelle des oiseaux et mammifères marins de l'Océan Austral.

Organisation	**Acronyme**	**Site internet**
Commission for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources	CCAMLR	www.ccamlr.org
Commission for the Conservation of Southern Blue Fin Tuna	CCSBT	www.ccsbt.org
International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas	ICCAT	www.iccat.es
Indian Ocean Tuna Commission	IOTC	www.iotc.org
South West Indian Ocean Fisheries Commission	SWIOFC	www.swiofp.net
Western and Central Pacific Fisheries Commission	WCPFC	www.wcpfc.int

7.3 L'approche méthodologique

L'approche méthodologique utilisée afin d'explorer les relations entre les paramètres démographiques et les variables environnementales consiste dans un premier temps à identifier les zones océaniques fréquentées par les espèces étudiées (Figure 25). Ceci a été rendu possible grâce aux résultats issus de recherches sur l'écologie en mer de ces espèces à l'aide de balises Argos, GPS, et plus récemment d'isotopes stables et de systèmes de géo localisation (GLS). Ces recherches sont menées au CEBC depuis le début des années 1990 sur plusieurs espèces (Jouventin et Weimerskirch 1990, Weimerskirch et al. 1993, Guinet et al. 1997, Weimerskirch et al. 1999, Weimerskirch et Wilson 2000, Weimerskirch et al. 2002, Cherel et al. 2006, Cherel et Hobson 2007). Les données de reprises d'oiseaux morts marqués avec des bagues ainsi que les données d'observation en mer ont également été utilisées. A partir de la connaissance des zones océaniques fréquentées pendant l'année par les espèces étudiées, les données environnementales (climatiques et activités de pêche) correspondant à ces zones ont ensuite été extraites pour chaque zone. Cette démarche permet donc de mettre explicitement en relation les variations de l'environnement correspondant aux lieux géographiques utilisés par les populations avec celles des paramètres démographiques. La précision temporelle des informations concernant la distribution en mer des espèces est variable et ce n'est que récemment que la distribution en mer en dehors de la période de reproduction est devenue accessible grâce à l'utilisation de GLS notamment. Les détails par espèce se trouvent dans les articles et ne sont pas exposés ici.

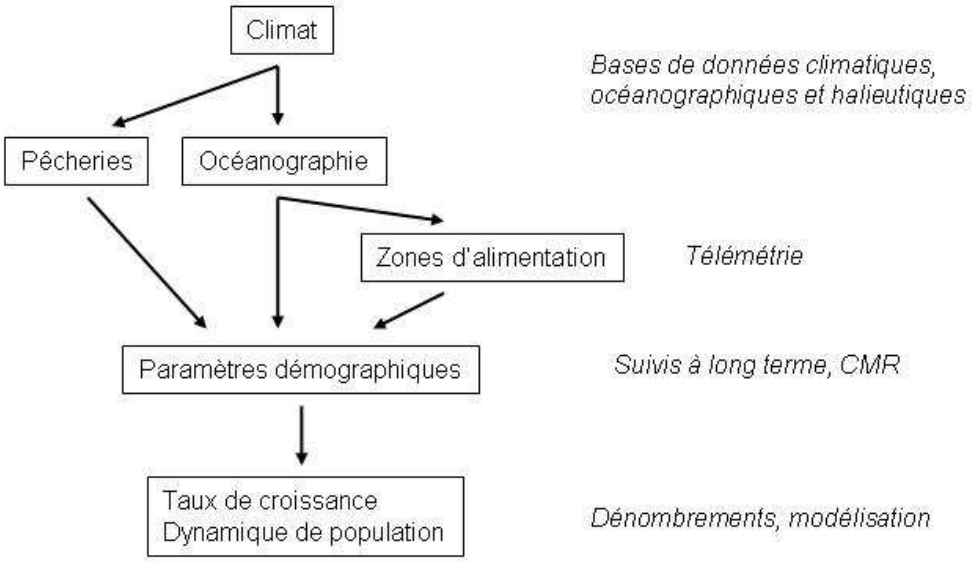

Figure 25. Représentation schématique de l'approche méthodologique utilisée pour analyser l'impact des changements globaux sur la dynamique des populations.

7.4 L'approche statistique et modélisatrice

Concernant les données de CMR, les outils de modélisation récemment développés ont été utilisés pour estimer les probabilités de survie, de recrutement, de reproduction en tenant compte du fait que certains individus échappent à la capture : modèles de Cormack-Jolly-Seber et multiétats (Lebreton et al. 1992, Williams et al. 2002). Les paramètres démographiques ont également été intégrés dans des modèles matriciels de population (Caswell 2001) afin d'effectuer des études prospectives, rétrospectives, des analyses de sensibilités et plus récemment des prévisions concernant les populations en fonction des prédictions obtenues à partir des modèles climatiques globaux. Les données de dénombrement et de reproduction ont quant à elles généralement été analysées à l'aide de modèle linéaires généralisés (McCullagh et Nelder 1989, McCulloch et Searle 2001) ainsi qu'à l'aide de la méthode des ondelettes (Cazelles et al. 2008). Cette dernière permet de caractériser une série temporelle non stationnaire par son spectre de fréquence au niveau local et donc de détecter des cyclicités et des variations de cyclicité au cours du temps. Les détails spécifiques à chaque analyse ne sont pas développés ici et sont présentés dans les articles.

8

Changements démographiques

Dans un sens, les oscillations des populations sont les mouvements des planètes de l'écologie, car elles nous fournissent des systèmes où nous pouvons tester et aiguiser nos approches, avant de les appliquer aux fluctuations des populations en général. Peter Turchin (Complex Population Dynamics).

8.1 Les effets du climat

Les premières études concernant les effets des fluctuations climatiques sur la dynamique des populations regroupent les travaux effectués sur plusieurs espèces de phoques et d'oiseaux marins en Géorgie du Sud (Croxall et al. 1988), sur le pétrel des neiges en Antarctique (Chastel et al. 1993), sur trois espèces de phoques en Antarctique par Testa et al. (1991) et sur le pétrel bleu à Kerguelen par Guinet et al. (1998). Croxall et al. (1988) avaient mis en évidence des relations entre les performances de reproduction de plusieurs espèces et des variations de température de surface de l'eau de mer. Chez le pétrel des neiges Chastel et al. (1993) avait suggéré une relation entre le phénomène El Niño et la survie adulte. Testa et al. (1991) avaient mis en évidence des fluctuations synchrones du nombre annuel de naissance chez le phoque de Weddell et le léopard de mer avec l'indice d'oscillation austral, ce dernier étant étroitement lié au phénomène El Niño. A partir des données à long terme du CEBC, Guinet et al. (1998) avaient mis en relation différents paramètres de reproduction ainsi que la condition corporelle du pétrel bleu avec les variations des températures de surface de l'eau de mer au sud de Kerguelen. C'est à la fin de ma thèse que je me suis alors intéressé plus particulièrement aux variations d'un paramètre démographique clé chez les oiseaux marins, la survie adulte, auquel le taux de croissance de la population est extrêmement sensible chez de telles espèces à stratégie de reproduction lente.

En milieu purement antarctique, chez le pétrel des neiges et chez le manchot empereur, deux espèces pagophiles par excellence, nous avons montré qu'il existait une relation entre la survie adulte et l'étendue de la banquise (Barbraud et al. 2000, Barbraud et Weimerskirch 2001). Cependant, les relations étaient de signe opposé chez ces deux espèces. Chez le manchot empereur, une diminution de l'étendue de la banquise avait un effet négatif sur la survie, alors qu'il était positif chez le pétrel des neiges. Cette situation peut paraître paradoxale car en Terre Adélie ces deux prédateurs se nourrissent d'espèces proies étroitement liées à la banquise (Offredo et Ridoux 1986, Ridoux et Offredo 1989, Barbraud et Cherel données non publiées). Il est possible que les stratégies d'alimentation différentes entre les deux espèces soient en partie à l'origine de ces relations contrastées. Le manchot empereur est une espèce plongeuse se reproduisant pendant l'hiver qui peut donc avoir accès à ses proies indépendamment de la couverture de glace, contrairement au pétrel des neiges, sédentaire, se reproduisant pendant l'été et dont l'accès aux proies peut être gêné par une couverture de glace importante, particulièrement pendant l'hiver durant lequel les ressources sont beaucoup moins abondantes en Antarctique. La relation négative entre l'étendue de la banquise et la survie chez le manchot pourrait donc être en partie due à une moindre abondance des proies lors des années avec peu de banquise.

Ces relations ont par la suite été confirmées au cours de la thèse de Stéphanie Jenouvrier, que j'ai codirigé avec Henri Weimerskirch, qui visait à explorer l'impact des fluctuations climatiques sur les oiseaux marins antarctiques (Jenouvrier et al. 2003, 2005, 2006), et qui a également montré une influence de l'étendue de la glace de mer sur la survie et la proportion de la population reproductrice chez le fulmar antarctique et sur la taille de population chez le manchot Adélie. La relation négative mise en évidence chez le manchot Adélie, espèce plongeuse, suggère un mécanisme similaire à celui proposé chez le manchot empereur. A l'inverse du pétrel des neiges, la survie adulte et la proportion de reproducteurs chez le fulmar antarctique diminuent avec l'étendue de la banquise. Ce contraste peut paraître à nouveau paradoxal étant donné que le fulmar se nourrit également de proies inféodées à la banquise (Ridoux et Offredo 1989). Contrairement au pétrel des neiges le fulmar antarctique est cependant une espèce migratrice qui fréquente des eaux sub-antarctiques en dehors de la période de reproduction. On peut donc émettre l'hypothèse que chez ce dernier l'influence de la glace de mer sur les paramètres démographiques se fera essentiellement *via* un effet de la glace de mer sur l'abondance des ressources. C'est ce que suggère la relation entre la glace de mer et la proportion de reproducteurs, ce dernier paramètre étant fortement influencé par la condition corporelle, et donc l'abondance de nourriture, chez les oiseaux marins (Drent et Daan 1980, Chastel et al. 1995).

En milieu sub-antarctique nous avons également pu détecter des relations entre paramètres démographiques et variables océanographiques (Barbraud et Weimerskirch 2003, Inchausti et al. 2003). Le DEA de Marie Nevoux a notamment permis de montrer qu'une augmentation de température de surface au sud de Kerguelen était reliée à une diminution du succès reproducteur d'une population de prions de Belcher à Kerguelen (Nevoux et Barbraud 2005). Cette étude a également mis en évidence un effet de l'étendue de la banquise au sud de Kerguelen sur la survie adulte de cette population, et constitue l'une des premières études à suggérer l'influence potentielle de la banquise antarctique sur la dynamique de population d'espèces se reproduisant sur des îles sub antarctiques mais fréquentant les eaux antarctiques pendant une période définie de l'année.

Les thèses de Marie Nevoux et de Virginie Rolland, que j'ai codirigé avec Henri Weimerskirch, ainsi que plus récemment le post-doc de Philippe Rivalan ont étendu ces recherches à plusieurs espèces d'albatros fréquentant des milieux océaniques sub-tropicaux à sub antarctiques (Nevoux et al. 2006, Rolland et al. 2008, 2009, sous presse). Ces travaux ont été pionniers dans l'étude des effets des fluctuations climatiques sur les albatros, dont 90% des espèces sont menacées d'extinction (IUCN 2007). Comme attendue d'un point de vue théorique, la plupart des relations entre variables climatiques et paramètres démographiques ont été détectées sur le succès reproducteur, bien que chez certaines espèces la survie adulte semble influencée par des variables climatiques. Parmi ces espèces, c'est probablement chez l'albatros à sourcils noirs que notre compréhension des mécanismes sous jacents à ces relations est la plus avancée, même si elle reste fragmentaire. Pendant la période de reproduction les albatros à sourcils noirs à Kerguelen se nourrissent au niveau de la marge du plateau péri-insulaire à l'est et au sud de Kerguelen. Au sein de cette zone océanique, la productivité primaire est principalement déterminée par la mise en suspension de nutriments, en particulier le fer qui est un élément limitant dans la croissance du phytoplancton dans l'Océan Austral (Blain et al. 2008), dans la colonne d'eau *via* des phénomènes de convection liés à « l'effet île » de Kerguelen (Park et al. 2008a, 2008b). Les ondes de marée interne engendrent des déplacements verticaux de masses d'eau de l'ordre de 80 m au niveau du plateau de Kerguelen, faisant remonter des nutriments

dans la couche euphotique. Ces éléments nutritifs stimulent alors la croissance du phytoplancton et par conséquent la productivité du réseau trophique. Une augmentation de la température de surface de l'eau de mer dans cette zone engendre une augmentation du métabolisme des organismes (Tilzer et al. 1986) et donc une augmentation de la productivité, se traduisant probablement par une augmentation des ressources alimentaires pour l'albatros à sourcils noirs.

Même si l'albatros à sourcils noirs à Kerguelen se nourrit essentiellement de poissons (Cherel et al. 2000) et que les relations fonctionnelles entre l'abondance de ces espèces proies et la production primaire restent inconnues à ce jour, plusieurs de ces espèces de poisson consommées sont connues pour s'alimenter sur des crustacés (Duhamel et Hureau 1985, Green et al. 1998), ce que suggère l'étude du régime alimentaire de l'albatros à sourcils noirs à Kerguelen (Cherel et al. 2000). Cependant, plusieurs espèces proies des albatros à sourcils noirs sont des espèces benthiques, et même si certaines deviennent accessibles aux albatros près de la surface *via* les rejets de pêche, plusieurs espèces benthiques consommées ne sont pas capturées par les engins de pêche. Il existe donc probablement un mécanisme facilitant l'accessibilité aux proies, comme par exemple des prédateurs marins plongeurs faisant remonter les proies à la surface. Ce mécanisme reste à ce jour inconnu et limite notre compréhension des effets des fluctuations climatiques sur les paramètres démographiques de l'albatros à sourcils noirs.

C'est dans la mer de Scotia, Atlantique sud, que la connaissance des mécanismes reliant la variabilité climatique, les réseaux trophiques et les paramètres démographiques des prédateurs marins est actuellement la plus approfondie. Ceci a été récemment synthétisé dans les travaux de Murphy et al. (2007) et Trathan et al. (2007). Dans la partie nord de cette mer, les interactions entre la circulation océanique et la topographie sous marine génèrent un mélange des masses d'eau mettant à disposition des espèces de phytoplancton des concentrations élevées en nutriments et en fer dissous. L'allongement de la durée de la photopériode pendant l'été favorise alors une forte production primaire. Au sud de la mer de Scotia, la production primaire est en partie contrôlée par l'étendue de la glace de mer, la variabilité interannuelle de celle-ci générant une forte variabilité de la production primaire.

Dans cet écosystème, le krill constitue l'espèce clé, étant à la fois la principale espèce consommant le phytoplancton et la principale espèce consommée par les prédateurs supérieurs (Figure 26). L'abondance et la distribution spatio-temporelle du krill sont étroitement dépendantes de la couverture de glace en hiver et au printemps, ainsi que des courants océaniques horizontaux régissant la dispersion du krill dans la mer de Scotia à partir des zones d'hivernage et de reproduction. La variabilité interannuelle de l'étendue de glace et des températures de surface, en partie liée au phénomène El Niño, affecte l'abondance et la distribution printanière et estivale du krill, avec notamment une diminution du recrutement du krill lors des périodes chaudes. Au niveau des prédateurs marins supérieurs, ceci se traduit par des changements de régime alimentaire et de fortes variations des paramètres démographiques.

Au cours des 50 dernières années l'abondance de krill a significativement diminué dans cet écosystème suite à une réduction importante de l'étendue de la glace de mer liée au réchauffement climatique. Ceci a eu des conséquences profondes sur l'abondance et la distribution de plusieurs espèces d'oiseaux (manchots, albatros) et mammifères (otaries) marins au sein de cet écosystème. Cependant, ces relations entre les changements climatiques et les paramètres démographiques sont probablement affectés par les

conséquences de l'exploitation des cétacés, otaries et éléphants de mer au cours du XX^{ème} siècle, qui a été particulièrement intensive dans le sud de l'Océan Atlantique. Cette exploitation massive a très probablement contribué à modifier l'abondance des populations de plancton, notamment de krill, dont les effets se poursuivent peut être actuellement (Laws 1985). Ainsi, les populations de cétacés n'ont pas recouvré leurs effectifs antérieurs à leur exploitation alors que les effectifs des otaries Antarctiques sont passés de quelques centaines à 2-3 millions en Géorgie du Sud. Ces changements sont probablement à l'origine d'une compétition accrue pour le krill (Barlow et al. 2002) et influencent probablement la réponse des prédateurs marins aux changements climatiques.

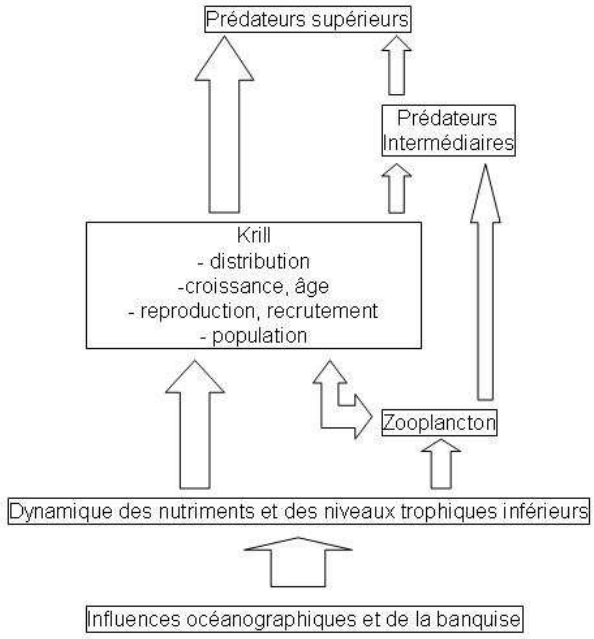

Figure 26. Représentation schématique du réseau trophique de la mer de Scotia, Océan Atlantique Sud. Source Murphy et al. (2007).

Une synthèse des études portant sur les effets des fluctuations climatiques sur les paramètres démographiques est présentée dans le Tableau 4. Plusieurs patrons peuvent être identifiés.

Les variables climatiques – Bien que l'effet de plusieurs variables climatiques ait été examiné, les variables les plus fréquemment utilisées sont l'étendue ou la concentration de la glace, la température de surface et l'indice d'oscillation australe. Concernant les variables indicatrices de l'état de la glace de mer (SIE et SIC), on note autant d'effets positifs (13) que d'effets négatifs (14), alors qu'une augmentation des températures de surface ou un SOI négatif (reflétant un évènement El Niño) semblent en règle générale avoir un effet négatif sur les paramètres démographiques (22 relations négatives contre 4 positives pour les SST, et 11 relations positives contre 2 négatives pour le SOI). Dans plusieurs systèmes océaniques et côtiers et en particulier au niveau des zones d'upwelling ou des zones frontales, les anomalies chaudes de température de l'eau de mer sont connues pour avoir un effet négatif sur les productions primaire et secondaire, car elles correspondent à une diminution de la couche de mélange et empêche la remontée de nutriments dans la zone euphotique. La couche de mélange désigne la lame d'eau où l'oxygène sous forme dissoute se trouve en concentration importante permettant ainsi aux organismes phytoplanctoniques de se

développer grâce aux nutriments et à la lumière. Des effets négatifs des anomalies chaudes sur les populations de prédateurs marins (paramètres démographiques, taux de croissance des populations) ont été documentés dans de nombreux écosystèmes océaniques (Atlantique Nord : Kitaysky et Golubova 2000, Thompson et Ollason 2001, Durant et al. 2003, Frederiksen et al. 2004, Grosbois et Thompson 2005, Harris et al. 2005, Sandvik et al. 2005; Pacifique : Veit et al. 1997, Kitaysky et Golubova 2000, Jaksic 2001, Harding et al. 2003, Bertram et al. 2005 ; Global : Alheit 2009). Il convient cependant de noter que des relations positives entre paramètres démographiques et température de surface ont été détectées dans d'autres écosystèmes (voir Sandvik et al. 2008 pour une synthèse récente), suggérant l'existence de processus océanographiques et trophiques régionaux, tel qu'illustré plus haut avec l'exemple de l'albatros à sourcils noirs.

D'autres patrons semblent émerger lorsque l'on examine les effets au niveau des paramètres démographiques. Alors qu'il ne semble pas exister de patron global concernant les variables liées à l'étendue de la glace, le succès reproducteur semble être négativement affecté par de fortes étendues ou concentrations de la banquise (6 relations négatives contre 2 positives), qui à l'inverse semblent affecter positivement les tailles de population reproductrice (7 relations positives contre 3 négatives). Les oiseaux marins en général ont des stratégies de recherche alimentaire à partir d'une place centrale (le nid ou la colonie) pendant la période de reproduction, et leur habitat d'alimentation dans les zones de glace est généralement le pack, c'est-à-dire une banquise lâche ne recouvrant que partiellement la surface de la mer[1]. Une forte étendue de banquise peut donc gêner l'accès aux ressources alimentaires pour ces prédateurs en les obligeant à parcourir plus de distance, diminuant les fréquences de nourrissage des jeunes, leur croissance et par conséquent le succès reproducteur. Ceci est typiquement le cas du manchot empereur qui pendant la reproduction va s'alimenter dans les zones d'eau libre ou de pack (Ancel et al. 1992, Zimmer et al. 2008) et chez lequel nous avons montré que la mortalité des jeunes après l'éclosion était négativement reliée à l'étendue de la banquise (Barbraud et Weimerskirch 2001, Massom et al. 2009).

Chez la plupart des espèces d'oiseaux et de mammifères marins, la taille de la population reproductrice est quant à elle déterminée par la probabilité de reproduction des individus qui dépend en partie des ressources stockées avant la reproduction (Drent et Daan 1980, van Noordwijk et de Jong 1986, Weimerskirch 1992, Chastel et al. 1995). Plusieurs travaux montrent un effet positif de l'étendue de la glace de mer sur certaines espèces proies situées à des positions clés dans le réseau trophique de ces prédateurs (Loeb et al. 1997, Nicol et al. 2000). Par conséquent on peut émettre l'hypothèse qu'une plus grande étendue de banquise avant la reproduction favorise l'abondance des espèces proies et l'acquisition d'une bonne condition corporelle permettant à de nombreux individus de se reproduire. Les relations plutôt positives (4) que négatives (2) entre la proportion de la population reproductrice ou la probabilité de recrutement et l'étendue ou la concentration de glace semblent aller dans le sens de cette hypothèse. Aucune tendance concernant les effets des variations de l'état de la glace sur la survie ne semble se dégager pour le moment. Cependant peu d'études ont examiné ces relations. De plus, la survie étant généralement estimée avec un pas de

[1] La banquise désigne l'eau de mer gelée. Sur une aire donnée, toute la surface de la mer peut être gelée, ou bien une partie seulement. On parle alors de pack, ce qui correspond à des morceaux de banquise dérivant à la surface de la mer et séparés par des zones d'eau libre de glace. Le pack peut être plus ou mons dense, cette densité étant caractérisée par la concentration de la glace de mer (SIC). L'étendue de la banquise mesurée par satellite correspond à la distance séparant la terrre ferme de l'endroit où la concentration de glace atteint un maximum de 15%. En deça de 15%, il est actuellement extrêmement difficile d'effectuer une distinction entre la banquise et l'eau libre de glace à l'aide des données satellites.

temps annuel, l'effet de conditions de glace affectant la survie pendant une période critique de l'année peut ne pas être détecté.

Le patron des effets de la température de surface ou du SOI décrit plus haut se retrouve au niveau des paramètres démographiques. Sachant que les valeurs négatives de SOI correspondent en général à des anomalies chaudes de température, on peut dégager 20 relations négatives (contre 4 positives) sur le succès reproducteur et 10 relations négatives (contre 2 positives) sur la survie adulte.

Les régions et les espèces – Malgré ces tendances générales, il existe des effets contrastés des variables climatiques selon les régions pour une même espèce et selon les espèces pour une même région. Pour le manchot adélie, l'albatros à sourcils noirs, le prion de Belcher et le pétrel des neiges chez qui les effets des variables climatiques ont été examinés dans plusieurs localités, la même variable climatique n'a pas nécessairement les mêmes effets.

Chez le manchot adélie, en Péninsule Antarctique, une diminution de la glace a plutôt un effet négatif sur le taux de croissance des populations, alors que l'inverse est observé sur le pourtour du continent Antarctique. Le modèle d'optimalité proposé par Smith et al. (1999) permet de résoudre ce paradoxe (Figure 27). Ce modèle, basé sur le modèle d'intensité de perturbation intermédiaire proposé pour expliquer la diversité spécifique en milieu tropical forestier et corallien (Connell 1978), postule qu'il existe des conditions d'englacement qui maximisent le taux de croissance des populations de manchot adélie. Ces conditions sont situées entre des extrêmes de perturbation (beaucoup de glace, peu de glace) où le taux de croissance est faible. Selon ce modèle, les populations situées en Péninsule Antarctique ne sont plus dans une situation optimale du fait de l'importante diminution de l'étendue de glace de mer dans cette région au cours des dernières décennies (IPCC 2007). En revanche, les populations situées plus au sud s'approchent des conditions optimales bénéficiant de cette même réduction de la glace de mer. Ce modèle d'optimalité semble très fécond et pourrait être testé chez d'autres espèces de prédateurs marins. De telles variations latitudinales des effets des fluctuations climatiques sur des paramètres démographiques ont récemment été mises en évidence dans l'hémisphère nord (Sandvik et al. 2008). Dans l'Océan Austral, une des limitations actuelles reste cependant le manque de données à long terme à l'échelle de plusieurs sites de reproduction pour la plupart des espèces.

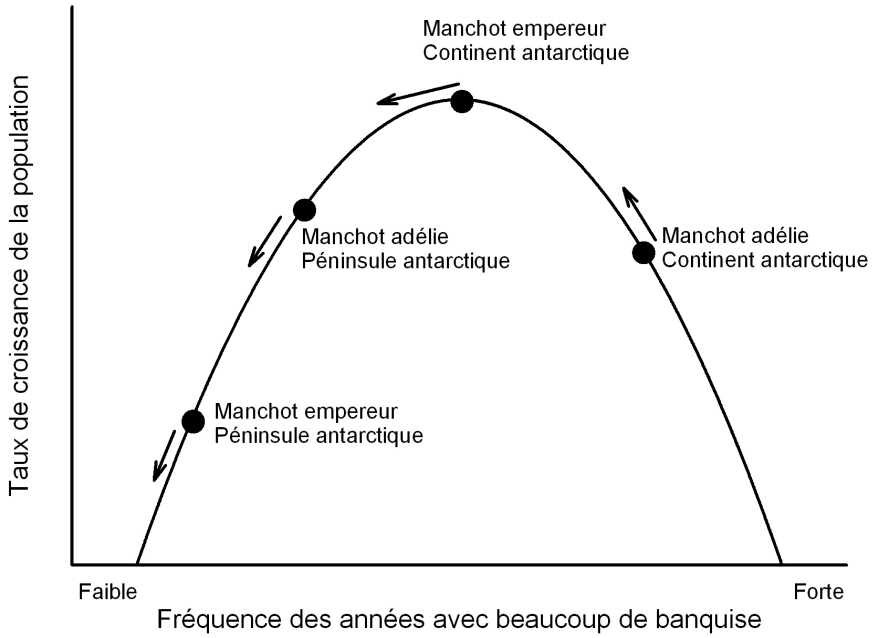

Figure 27. Modèle conceptuel d'optimalité indiquant la trajectoire des populations de manchot empereur et de manchot adélie en Péninsule Antarctique et en Antarctique continental en relation avec les changements climatiques et un déclin des années avec une forte couverture de glace de mer. Les flèches indiquent le sens de changement du taux de croissance avec une diminution de la fréquence des années avec beaucoup de glace. Modifié d'après Smith et al. (1999).

Cependant, les particularités régionales de l'Océan Austral ne doivent pas être ignorées. Celui-ci, bien qu'océanographiquement inter connecté, ne constitue pas un écosystème unique et différentes régions sont dominées par différents réseaux trophiques comme cela a été mentionné plus haut. On peut donc s'attendre à ce que la réponse de ces réseaux trophiques aux mêmes changements océanographiques dépende de la structure même de ces réseaux, et par conséquent à des réponses contrastées des différentes populations d'une même espèce.

Les relations représentées dans le Tableau 4 suggèrent que des espèces de prédateurs marins sympatriques réagissent différemment aux fluctuations d'une même variable climatique. Les thèses de Stéphanie Jenouvrier, Marie Nevoux et Virginie Rolland ont permis d'apporter des éléments nouveaux à ce sujet. En Terre Adélie, par exemple, une augmentation de l'étendue de la glace de mer a un effet négatif sur le succès reproducteur du manchot empereur alors qu'il est nul chez le manchot adélie et le fulmar Antarctique. A Kerguelen et en Géorgie du Sud, les anomalies chaudes de température de surface ont un effet positif sur le succès reproducteur de l'albatros à sourcils noirs, mais négatif chez le pétrel bleu, le prion de Belcher, le manchot papou, l'otarie à fourrure ou la baleine franche australe.

De tels contrastes entre espèces et entre régions montrent la difficulté à établir des patrons généraux concernant l'impact des changements climatiques sur ces populations de prédateurs marins. Ceci est en partie attendu compte tenu que la plupart des espèces sympatriques ont des phénologies et des morphologies différentes et que les réseaux trophiques ainsi que l'abondance des ressources sont différentes entre sites. Ainsi, quelques travaux suggèrent l'existence d'effets contrastés des variables climatiques sur les paramètres démographiques. Kitaysky et Golubova (2000) ont par exemple montré une

relation positive entre les températures de surface et le succès reproducteur chez deux espèces piscivores (le starique cristatelle *Aethia cristatella* et le starique perroquet *Cyclorhinchus psittacula*) mais négative chez deux espèces planctonivores (le macareux huppé *Lunda cirrhata* et le macareux cornu *Fratercula corniculata*) en mer d'Okhotsk. Dans l'Océan Austral, le niveau trophique des espèces pour lesquelles des relations entre variables climatiques et paramètres démographiques ont été détectées est très large (Tableau 5), allant d'espèces planctonivores (baleine franche australe) à des espèces se nourrissant principalement de calamars. Ceci suggère des effets potentiels du climat quel que soit le niveau trophique des prédateurs marins endothermes de l'Océan Austral. Néanmoins, lorsque l'on se focalise sur les trois paramètres démographiques les plus étudiés (succès reproducteur, survie adulte et nombre de reproducteurs) il semble exister une tendance vers un impact moins fréquent des variables climatiques sur ces paramètres chez les espèces occupant des niveaux trophiques élevés (Figure 28 Adultes, données issues du tableau 4).

Tableau 4. Espèces d'oiseaux et de mammifères marins de l'Océan Austral pour lesquelles des relations entre paramètres démographiques et variables climatiques ont été misent en évidence et dont le niveau trophique a été mesuré par une même méthode isotopique. $\delta^{15}N$ (‰) indique le niveau trophique (Hobson et al. 1994). Des valeurs faibles (fortes) indiquent un niveau trophique bas (haut).

Espèce	**Statut**	***$\delta^{15}N$ (‰)***	***SD $\delta^{15}N$ (‰)***	**Référence**
Prion de Belcher	adulte	8.5	0.7	Cherel et al. (2002a)
Manchot adélie	adulte	9	0.2	Cherel (2008)
Pétrel bleu	adulte	9.1	0.6	Cherel et al. (2002b)
Manchot royal	adulte	9.8	0.2	Cherel et al. (2008)
Pétrel des neiges	adulte	9.9	1.4	Hodum et Hobson (2000)
Manchot papou	adulte	10.4	1.3	Cherel et al. (2008)
Fulmar antarctique	adulte	10.5	0.6	Hodum et Hobson (2000)
Albatros fuligineux à dos clair	adulte	11.86	1.92	Cherel et al. non publié
Manchot empereur	adulte	12	0.4	Cherel (2008)
Albatros fuligineux à dos sombre	adulte	14.48	0.5	Cherel et al. non publié
Albatros à bec jaune	adulte	15.36	0.9	Cherel et al. non publié
Albatros à sourcils noirs	adulte	15.37	1.76	Cherel et al. non publié
Albatros hurleur	adulte	15.67	0.75	Cherel et al. non publié
Albatros à sourcils noirs	adulte	15.79	0.58	Cherel et al. (2000)
Pétrel à menton blanc	adulte	16.65	0.47	Cherel et al. non publié
Albatros d'Amsterdam	adulte	16.89	0.35	Cherel et al. non publié
Prion de Belcher	poussin	8.9	0.5	Cherel et al. (2002a)
Pétrel bleu	poussin	9.7	0.8	Cherel et al. (2002b)
Manchot adélie	poussin	10.2	0.8	Cherel (2008)
Fulmar antarctique	poussin	11.2	1.1	Hodum et Hobson (2000)
Fulmar géant	poussin	11.97	0.23	Cherel et al. non publié
Pétrel des neiges	poussin	12	0.4	Hodum et Hobson (2000)
Pétrel à menton blanc	poussin	12.21	0.69	Cherel et al. non publié
Fulmar de Hall	poussin	12.35	0.19	Cherel et al. non publié
Albatros fuligineux à dos clair	poussin	12.37	0.42	Cherel et al. non publié
Manchot empereur	poussin	12.4	0.7	Cherel (2008)
Albatros à sourcils noirs	poussin	12.63	0.7	Cherel et al. non publié
Albatros à sourcils noirs	poussin	12.88	0.53	Cherel et al. non publié
Albatros fuligineux à dos sombre	poussin	13.09	0.45	Cherel et al. non publié
Pétrel gris	poussin	13.62	0.44	Cherel et al. non publié
Albatros hurleur	poussin	13.89	0.35	Cherel et al. non publié
Albatros à bec jaune	poussin	14.12	0.43	Cherel et al. non publié
Albatros d'Amsterdam	poussin	15.69	0.34	Cherel et al. non publié

Si cette relation est confirmée par des études ultérieures, pourquoi existerait-il une atténuation de l'impact des variations climatiques dans les niveaux trophiques supérieurs par rapport aux niveaux trophiques inférieurs ? Il est possible que ces espèces aient un degré de spécialisation (en termes d'habitat ou de niche trophique) moindre que celles occupant des niveaux trophiques plus bas. Dans ce cas, elles parviendraient à trouver de la nourriture plus facilement lorsque les conditions océanographiques varient fortement d'une année à l'autre, ou auraient une gamme d'habitats plus variée où trouver leur nourriture. En milieu terrestre, le déclin plus marqué des espèces spécialisées dans un habitat que des espèces généralistes a été mis en évidence en parallèle avec le changement climatique (Jiguet et al. 2007a). Une autre hypothèse est que les espèces occupant des niveaux trophiques élevés consomment des espèces proies relativement longévives (poissons, calmars) par rapport aux proies consommées par les prédateurs occupant des niveaux trophiques inférieurs (copépodes, euphausiacés, amphipodes). Les espèces proies longévives étant relativement moins affectées par les fluctuations climatiques, leurs prédateurs seraient également moins affectés.

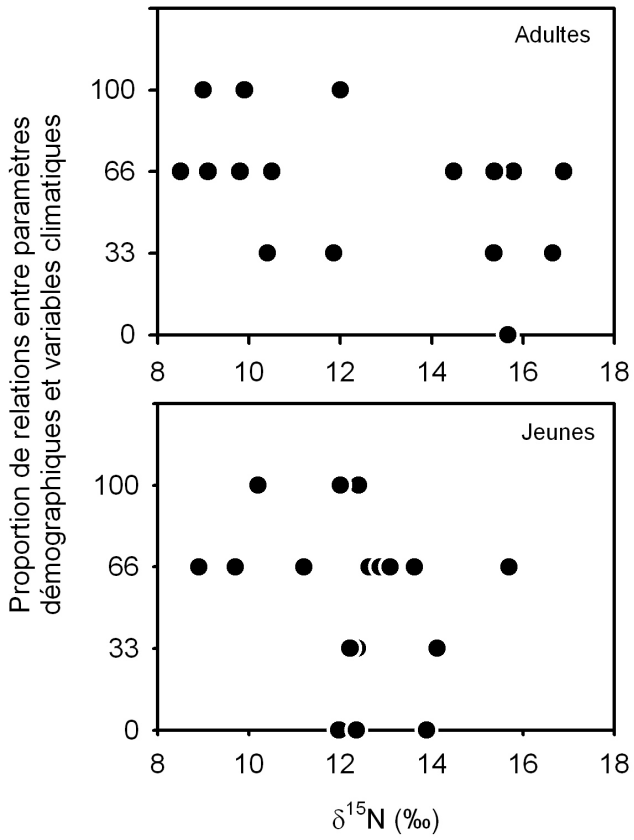

Figure 28. Pourcentage de relations significatives entre paramètres démographiques (succès reproducteur, survie adulte et nombre de reproducteurs) et variables climatiques en fonction du niveau trophique ($\delta^{15}N$) d'oiseaux et mammifères marins de l'Océan Austral. Adultes : $\chi_1^2 = 1.491, P = 0.222$ *; jeunes* $\chi_1^2 = 0.227, P = 0.634$.

Récemment plusieurs études ont tenté d'identifier des patrons de covariations entre les effets des variables climatiques sur les populations et leurs traits d'histoire de vie. En effet, puisqu'il sera extrêmement difficile et long d'obtenir des informations démographiques détaillées au niveau spécifique pour comprendre et prédire les effets des changements climatiques sur les espèces, une alternative est d'identifier l'effet des

changements climatiques sur les populations à travers les traits d'histoire de vie des espèces tel que la longévité.

Morris et al. (2008) ont montré que les espèces ayant un temps de génération court (insectes, plantes annuelles, algues) devraient être plus affectées par une augmentation de la variabilité de leurs taux vitaux que les espèces à temps de génération long (plantes pérennes, oiseaux, ongulés). Chez les espèces à forte longévité les sensibilités du taux de croissance aux taux de reproduction sont en général relativement plus faibles que celles des taux de survie (Pfister 1998, Caswell 2001). En conséquence, une augmentation de la variabilité des taux de reproduction aura un impact moindre qu'une augmentation des taux de survie. De plus, il semble exister une plus forte résilience à la variabilité interannuelle chez les espèces à forte longévité (Morris et al. 2008). Les changements climatiques pouvant induire une augmentation de la variabilité des taux vitaux, ils auront donc potentiellement un impact plus fort chez les espèces à temps de génération court que chez les espèces à temps de génération long. Il faut cependant noter que dans cette étude, la capacité d'adaptation des espèces n'a pas été modélisée. Cette étude montre également que l'appartenance taxonomique n'a que très peu d'effet sur la réponse potentielle des populations aux changements climatiques.

Le gradient de temps de génération utilisé par Morris et al. (2008) est très large, et toutes les espèces de prédateurs marins endothermes de l'Océan Austral se retrouvent à une extrémité de ce gradient, empêchant d'effectuer des prédictions fiables au sein de ce groupe. Néanmoins, les thèses de Marie Nevoux et de Virginie Rolland ont permis de montrer qu'il existait une plus forte sensibilité aux fluctuations climatiques des paramètres auxquels le taux de croissance est le moins sensible (taux de reproduction) chez plusieurs espèces de pétrels et d'albatros. Ces résultats sont globalement conformes aux prédictions de la théorie de la canalisation des traits d'histoire de vie (Stearns et Kawecki 1994, Pfister 1998, Saether et Bakke 2000, Ehrlén 2003, Gaillard et Yoccoz 2003, Morris et Doak 2004, Altwegg et al. 2007). Le nombre d'études ayant utilisé des procédures d'analyses standardisées permettant d'effectuer des comparaisons entre sites et entre espèces (Grosbois et al. 2008) reste cependant faible et demande à être augmenté afin de confirmer ces tendances. Cette hétérogénéité des méthodes d'analyse rend également difficilement interprétables les résultats d'une analyse comparative effectuée en Atlantique Nord (Sandvik et Erikstad 2007).

Les saisons et les effets retard – L'effet des fluctuations climatiques saisonnières (pendant la reproduction et en dehors de la reproduction) sur la taille de population de plusieurs espèces (manchot empereur, manchot adélie, manchot à jugulaire, manchot papou, pétrel des neiges) appui l'hypothèse « tub » proposée pour expliquer les variations d'effectifs des espèces migratrices (Saether et al. 2004). Cette hypothèse, dont l'origine remonte à Lack (1954), prédit que les fluctuations de la taille des populations sont étroitement associées aux variations climatiques en dehors de la saison de reproduction car les interactions entre climat et densité dépendance déterminent le nombre d'individus qui survivent à cette période critique, pendant laquelle les ressources sont généralement moins abondantes, le climat plus rude et les tailles de populations augmentées par la production de jeunes. L'hypothèse « tap » prédit quant à elle que les fluctuations de la taille des populations sont étroitement associées aux variations climatiques pendant la saison de reproduction car la reproduction influence le nombre d'individus recrutés dans la population l'année suivante. A partir d'une synthèse des études ayant examiné les relations entre les fluctuations climatiques et les tailles de populations chez les oiseaux, Saether et al. (2004) suggèrent que l'hypothèse

tub semble être vérifiée chez les espèces nidicoles de la zone tempérée de l'hémisphère nord, alors que l'hypothèse tap semble être vérifiée chez la plupart des espèces nidifuges et celles inféodées aux milieux arides. Les deux hypothèses ne sont cependant pas exclusives et la taille d'une population peut être influencée par les conditions climatiques pendant et en dehors de la reproduction (Saether et al. 2006).

Toutefois, les effets chez les prédateurs marins ne sont pas en accord complet avec les prédictions issues de ces deux hypothèses. En effet, chez plusieurs espèces (albatros à sourcils noirs, manchot empereur, fulmar Antarctique par exemple) les variations climatiques pendant la période de reproduction peuvent avoir un effet plus important sur la survie que sur le succès reproducteur, et chez certaines espèces les conditions climatiques hivernales peuvent avoir un effet sur la reproduction (pétrel bleu, pétrel des neiges, albatros à sourcils noirs, albatros à bec jaune). Ceci n'est pas contre intuitif puisque les conditions en hiver, en modifiant l'abondance et l'accessibilité des ressources, déterminent en partie la condition corporelle des futurs reproducteurs, et donc leur capacité à mener à bien leur reproduction.

Pour l'albatros fuligineux à dos sombre qui exploite une zone à peu près similaire pendant la reproduction et en dehors de la reproduction, les anomalies climatiques en hiver peuvent avoir des répercutions sur le réseau trophique qui ne se manifestent qu'au moment de la reproduction sur les individus et leur succès reproducteur. De tels effets retards, allant de plusieurs mois à quelques années, dans la réponse démographique ou populationnelle à des fluctuations climatiques ont été documentés dans plusieurs écosystèmes (Stenseth et al. 2002), y compris chez les oiseaux et mammifères marins de l'Océan Austral (Tableau 5). Ces effets retards sont probablement dus à des interactions entre les processus démographiques et la variabilité climatique.

Chez des espèces à forte longévité et à reproduction différée, les conditions climatiques pendant la période de croissance peuvent avoir un impact plusieurs années plus tard sur le recrutement ou les performances de reproduction (Lindström 1999, Thompson et Ollason 2001, Cam et al. 2003, Sedinger et al. 2004, Van de Pol et al. 2006). Cependant, peu d'étude, à part celle de Thompson et Ollason (2001) sur le fulmar boréal (*Fulmarus glacialis*), ont examiné les effets des conditions de croissance sur les paramètres démographiques chez des espèces présentant des longévités et des âges d'entrée en reproduction comparables à ceux de la majorité des prédateurs marins endothermes de l'Océan Austral. Au cours de la thèse de Marie Nevoux, aucun effet des conditions climatiques pendant la croissance du jeune sur la probabilité de recrutement et de survie immature n'a été détecté chez l'albatros à sourcils noirs (Nevoux et al. soumis). Il semble que les effets des conditions climatiques pendant la croissance sur les paramètres démographiques soient plus prononcés chez les espèces à faible longévité (Haywood et Perrins 1992, Verhulst et al. 1997, Lindström 1999, Green et Cockburn 2001) que chez les espèces à plus forte longévité chez lesquelles de tels effets ont été mis en évidence (Gaillard et al. 2000, Cam et al. 2003, Sedinger et al. 2004, Van de Pol et al. 2006, Reid et al. 2008) ou pas (Reed et al. 2003, Crespin et al. 2006). Ces résultats suggèrent que la longue période immature chez des espèces à très forte longévité atténue l'impact des conditions climatiques pendant la croissance possiblement *via* une sélection ou un apprentissage progressif des individus au cours de leur période d'immaturité (Greig et al. 1983, Weimerskirch 1992, Cam et Monnat 2000, Daunt et al. 2007).

Cependant, dans l'Océan Austral, un phénomène physique pourrait également être à l'origine de ces effets retards. La circulation océanique ininterrompue d'Ouest en Est du courant circumpolaire Antarctique permet en effet la propagation des anomalies océanographiques dans une grande partie de l'Océan Austral (White et Peterson 1996, Murphy et al. 1995, White et al. 2002, Venegas 2003, Trathan et al. 2007). Ainsi, l'existence d'une onde circumpolaire Antarctique propageant les anomalies chaudes de température de la mer en partie générées par El Niño, a été mise en évidence lors de la période 1980-1996 (White et Peterson 1996, Connolley 2002, Xiao et al. 2005). Cette onde permet d'expliquer 25% de la variabilité interannuelle des températures de surface dans l'Océan Austral, 65% de cette variabilité étant due à une variabilité quasi-stationnaire, elle-même modulée par El Niño (Park et al. 2004). Ainsi, des anomalies chaudes de température de la mer sont observées en Géorgie du Sud, à Crozet et à Kerguelen avec des décalages de ~2, ~3 et ~4 ans respectivement avec l'indice d'oscillation australe (Guinet al. 1998, Murphy et al. 2007, Trathan et al. 2007), le signal s'atténuant dans l'est de l'Océan Indien Sud (Park et al. 2004, Trathan et al. 2007).

Une approche plus mécanistique pour identifier les effets saisonniers des variations climatiques sur les populations consiste à déterminer à quel moment de l'année le taux de croissance de la population est le plus affecté par les variations des paramètres démographiques. Une fois ces paramètres identifiés, déterminer quelles sont les variables climatiques qui les influencent le plus. Cette démarche a été effectuée sur le pétrel bleu à Kerguelen (Barbraud et Weimerskirch 2003). Une particularité de cette espèce est que les individus fréquentent leur terrier pendant une période prénuptiale (environ un mois avant la ponte) et une période postnuptiale (environ deux mois après l'envol des poussins) en plus de la période de reproduction. Ce patron de fréquentation permet de capturer et d'identifier les individus plusieurs fois par an et donc d'estimer des probabilités de survie saisonnière. Ainsi, nous avons pu montrer que chez cette espèce, environ 70% de la mortalité avait lieu en hiver et qu'elle était particulièrement élevée lorsque des évènements El Niño (avec un décalage de 3-4 ans), correspondant à des anomalies chaudes des températures de surface, sont en phase avec des tailles de population élevées. Le succès reproducteur des pétrels bleus est également négativement influencé par des anomalies chaudes en hiver (Guinet et al. 1998, Inchausti et al. 2003) *via* une diminution de la condition corporelle (Chastel et al. 1995, Guinet et al. 1998). Or, une étude récente montre que lorsque les températures de surface sont anormalement chaudes au sud de Kerguelen, le régime alimentaire des pétrels bleus en été est fortement biaisé vers les crustacés alors que les poissons (dont la valeur énergétique par individu et les contenus protéique et lipidique sont plus élevés que chez les crustacés) constituent une part importante de leur nourriture lors des années « normales » (Connan et al. 2008). A partir de l'ensemble de ces travaux il est possible de proposer la chaîne de causalité suivante chez cette espèce : évènement El Niño → réchauffement des températures de surface et propagation des masses d'eau dans le sud de l'Océan Indien en trois ans → diminution de la disponibilité en poissons (en particulier les poissons Myctophidés) → diminution de la quantité et de la qualité des ressources alimentaires → diminution de la condition corporelle → augmentation de la mortalité adulte, diminution de la proportion de reproducteurs et du succès reproducteur.

Nous avons vu qu'il existait une hétérogénéité des réponses démographiques aux fluctuations environnementales au niveau inter-spécifique, géographique et temporel. Un autre résultat intéressant est la mise en évidence chez quelques espèces d'oiseaux marins d'une hétérogénéité inter-individuelle concernant l'impact des changements environnementaux sur les taux vitaux. Ainsi, chez l'albatros à sourcils noirs, la

survie des juvéniles et des individus se reproduisant pour la première fois est variable au cours du temps et fortement reliée aux variables climatiques et océanographiques, alors que celle des adultes expérimentés s'avère relativement constante, suggérant qu'ils parviennent à s'affranchir des conditions climatiques auxquelles ils sont soumis (Nevoux et al. 2006). Des résultats comparables ont été obtenus chez le pétrel bleu, où la survie des individus se reproduisant pour la première fois est affectée par les conditions océanographiques, contrairement à celle des individus expérimentés (Barbraud et Weimerskirch 2005).

Tableau 5. Etudes ayant examiné l'impact des fluctuations climatiques sur les paramètres démographiques et la dynamique des populations de prédateurs marins endothermes de l'Océan Austral. SR = succès reproducteur (proportion d'œufs produisant des poussins chez les oiseaux ou nombre de jeunes à la mise bas chez les mammifères), N = nombre de reproducteurs (couples ou individus), S = survie adulte, Sj = survie juvénile ou immature, R = recrutement, PR = proportion d'individus reproducteurs. SST = température de surface de l'eau de mer, SIE = étendue de la banquise, SIC = concentration en glace, T = température atmosphérique, SSH = anomalie de hauteur du niveau de la mer, SOI = indice d'oscillation australe, SAM = indice d'oscillation antarctique, IOD = dipôle de l'Océan Indien. nb correspond aux valeurs de la variable climatique en dehors de la période de reproduction, (-x) indique un effet retard de la variable climatique sur le paramètre démographique de x année(s).

Espèce	***SR***	***N***	***S***	***Sj***	***R***	***PR***	**Indice**	**Région**	**Référence**
Manchot empereur *Aptenodytes forsteri*			-				SST	Terre Adélie	Barbraud et Weimerskirch 2001
Manchot empereur *A. forsteri*	-		+				SIE	Terre Adélie	Barbraud et Weimerskirch 2001
Manchot empereur *A. forsteri*		+					SICnb,SIEnb,SOI	Terre Adélie	Jenouvrier et al. 2005
Manchot empereur *A. forsteri*	+						SOI	Terre Adélie	Jenouvrier et al. 2005
Manchot empereur *A. forsteri*				+		-	T	Terre Adélie	Jenouvrier et al. 2005
Manchot empereur *A. forsteri*						+/-	SIE / T	Terre Adélie	Jenouvrier et al. 2005
Manchot empereur *A. forsteri*			+/-				SIC / T	Terre Adélie	Jenouvrier et al. 2005
Manchot empereur *A. forsteri*	-						SIE	Terre Adélie	Massom et al. 2009
Manchot empereur *A. forsteri*		-					SAM	Terre Adélie	Ainley et al. 2005
Manchot empereur *A. forsteri*		+					SIE	Terre Adélie	Ainley et al. 2005
Manchot royal *A. patagonicus*	+						SOI	Crozet	Le Bohec et al. 2008
Manchot royal *A. patagonicus*			-				SST (-2)	Crozet	Le Bohec et al. 2008
Manchot Adélie *Pygoscelis adeliae*	0	-					SIE (-6),SIC (-6)	Terre Adélie	Jenouvrier et al. 2006
Manchot Adélie *P. adeliae*	0		-				SOI,SST,SIE,SIC	Terre Adélie	Jenouvrier et al. 2006
Manchot Adélie *P. adeliae*	-		0				SIC	Mer de Ross	Lescroel et al. 2009
Manchot Adélie *P. adeliae*	0		0				SAM	Mer de Ross	Lescroel et al. 2009
Manchot Adélie *P. adeliae*	-						SIE	Mawson	Emmerson et Southwell 2008
Manchot Adélie *P. adeliae*		-					SIE (-6)	Mer de Ross	Wilson et al. 2001
Manchot Adélie *P. adeliae*		+/-					SIE / T	Péninsule antarctique	Forcada et al. 2006
Manchot Adélie *P. adeliae*		+					SAM	Mer de Ross, Indien sud	Ainley et al. 2005
Manchot Adélie *P. adeliae*		-					SAM	Pacifique sud	Ainley et al. 2005
Manchot Adélie *P. adeliae*		-					SIEnb	Antarctique	Ainley et al. 2005
Manchot à jugulaire *P. antarctica*		+/-					SIE / T	Péninsule antarctique	Forcada et al. 2006
Manchot papou *P. papua*		+/-					SIE / T	Péninsule antarctique	Forcada et al. 2006
Manchot papou *P. papua*	-						SST	Géorgie du Sud	Trathan et al. 2006
Manchot à œil jaune *Megadyptes antipodes*	-	-	-				SST (-1)	Nouvelle Zélande	Peacock et al. 2000
Manchot pygmé *Eudyptula minor*	0						SOI	Nouvelle Zélande	Perriman et al. 2000
Manchot pygmé *E. minor*	-						SST	Australie	Chambers 2004
Albatros hurleur *Diomedea exulans*	0		0				SOI,SST	Crozet	Rolland 2008
Albatros hurleur *D. exulans*		0					SOI	Crozet	Delord et al. 2008
Albatros d'Amsterdam *D. amsterdamensis*	-						SST (-1)	Amsterdam	Rivalan et al. Soumis

Espèce	*SR*	*N*	*S*	*Sj*	*R*	*PR*	Indice	Région	Référence
Albatros d'Amsterdam *D. amsterdamensis*	0						IOD	Amsterdam	Rivalan et al. Soumis
Albatros d'Amsterdam *D. amsterdamensis*			+				IOD	Amsterdam	Rivalan et al. Soumis
Albatros d'Amsterdam *D. amsterdamensis*				0			SST,IOD	Amsterdam	Rivalan et al. Soumis
Albatros à sourcils noirs *Thalassarche melanophris*	+		+				SST	Kerguelen	Pinaud et Weimerskirch 2002 Nevoux et al. 2006 Rolland et al. 2007
Albatros à sourcils noirs *T. melanophris*	-/+						SSTnb / SOInb	Sud Australie	Rolland et al. 2007
Albatros à sourcils noirs *T. melanophris*				0	+		SOI	Kerguelen	Nevoux et al. Soumis a
Albatros à sourcils noirs *T. melanophris*				0			SST	Kerguelen	Nevoux et al. Soumis a
Albatros à sourcils noirs *T. melanophris*			-				SSTnb	Afrique du Sud	Nevoux et al. Soumis b
Albatros à sourcils noirs *T. melanophris*			-				SST	Géorgie du Sud	Nevoux et al. Soumis b
Albatros à sourcils noirs *T. melanophris*	-						SSTnb	Afrique du Sud	Nevoux et al. Soumis b
Albatros à sourcils noirs *T. melanophris*	+						SST	Géorgie du Sud	Nevoux et al. Soumis b
Albatros à bec jaune Atlantique *T. chlororhynchos*	0	0	0		0		SOI	Tristan da Cunha, Gough	Cuthbert et al. 2003
Albatros à bec jaune Indien *T. carteri*	+						SOInb	Amsterdam	Rolland et al. 2009
Albatros à bec jaune Indien *T. carteri*	0		0				SST	Amsterdam	Rolland et al. 2009
Albatros fuligineux à dos sombre *Phoebetria fusca*		+					SOI	Crozet	Delord et al. 2008
Albatros fuligineux à dos sombre *P. fusca*	+		0				SST	Crozet	Rolland 2008
Albatros fuligineux à dos sombre *P. fusca*	-		0				SOI	Crozet	Rolland 2008
Albatros fuligineux à dos sombre *P. fusca*	+						SST	Crozet	Inchausti et al. 2003
Albatros fuligineux à dos clair *P. palpebrata*	-						SST	Crozet	Inchausti et al. 2003
Albatros fuligineux à dos clair *P. palpebrata*		0					SOI	Crozet	Delord et al. 2008
Fulmar géant *Macronectes giganteus*		0					SOI	Crozet	Delord et al. 2008
Fulmar de Hall *M. halli*		0					SOI	Crozet	Delord et al. 2008
Fulmar antarctique *Fulmarus glacialoides*		+			+	+	SIC	Terre Adélie	Jenouvrier et al. 2003
Fulmar antarctique *F. glacialoides*	0			0			SIC,SST	Terre Adélie	Jenouvrier et al. 2003
Fulmar antarctique *F. glacialoides*			-				SST	Terre Adélie	Jenouvrier et al. 2003
Pétrel des neiges *Pagodroma nivea*			-				SIE	Terre Adélie	Barbraud et al. 2000
Pétrel des neiges *P. nivea*		-					SIEnb	Terre Adélie	Barbraud et Weimerskirch 2001
Pétrel des neiges *P. nivea*	+						SIE	Terre Adélie	Barbraud et Weimerskirch 2001
Pétrel des neiges *P. nivea*	+	0	0	0		+	T	Terre Adélie	Jenouvrier et al. 2005
Pétrel des neiges *P. nivea*	0	+	0	0		+	SICnb	Terre Adélie	Jenouvrier et al. 2005
Pétrel des neiges *P. nivea*	0	0	0	0		0	SIE	Terre Adélie	Jenouvrier et al. 2005
Pétrel des neiges *P. nivea*	+	-					SIEnb	Casey	Olivier et al. 2005
Pétrel des neiges *P. nivea*	-						SIE	Casey	Olivier et al. 2005
Pétrel bleu *Halobaena caerulea*	-						SSTnb	Kerguelen	Guinet et al. 1998 Inchausti et al. 2003
Pétrel bleu *H. caerulea*			+				SOI (-3)	Kerguelen	Barbraud et Weimerskirch 2003

Espèce	*SR*	*N*	*S*	*Sj*	*R*	*PR*	Indice	Région	Référence
Pétrel bleu *H. caerulea*			-				SSH	Kerguelen	Barbraud et Weimerskirch 2005
Prion de Belcher *Pachyptila belcheri*	-		0				SST	Kerguelen	Nevoux et Barbraud 2006
Prion de Belcher *P. belcheri*	0		-				SIC	Kerguelen	Nevoux et Barbraud 2006
Prion de Belcher *P. belcheri*	0						SST	Falkland/Malouines	Quillfeldt et al. 2007
Pétrel à menton blanc *Procellaria aequinoctialis*	0		+				SOI (-3)	Crozet	Barbraud et al. 2008
Pétrel à menton blanc *P. aequinoctialis*	0		0				SST,SOI	Crozet	Barbraud et al. 2008
Pétrel gris *P. cinerea*	-						SOI (-3)	Kerguelen	Barbraud et al. 2006
Pétrel gris *P. cinerea*	-						SST	Kerguelen	Barbraud et al. 2006
Pétrel gris *P. cinerea*			-				SOI (-4)	Kerguelen	Barbraud et al. 2006
Otarie antarctique *A. gazella*	-						SST	Géorgie du Sud	Trathan et al. 2006 Forcada et al. 2005
Otarie d'Amsterdam *Arctocephalus tropicalis*			0				SST	Amsterdam	Beauplet et al. 2005
Phoque léopard *Hydrurga leptonyx*	+						SOI	Mer de Ross	Testa et al. 1991
Phoque de Weddell *Leptonychotes weddellii*	+						SOI	Mer de Ross	Testa et al. 1991
Phoque de Weddell *L. weddellii*	-		+				SIE (-1)	Mer de Ross	Hadley et al. 2007 Hadley 2006
Eléphant de mer *Mirounga leonina*				-			SOI	Macquarie	McMahon et Burton 2005 de Little et al. 2007
Baleine franche australe *Eubaleana australis*	-						SST	Géorgie du Sud	Leaper et al. 2006

8.2 Les effets de la pêche

Bien que la mortalité accidentelle d'oiseaux et de mammifères marins dans les engins de pêche ait été observée depuis longtemps (Perrin 1969, Weimerskirch et Jouventin 1987, Brothers 1991), les effets des pêcheries sur les paramètres démographiques et la dynamique de leurs populations n'ont été documentés de manière explicite que relativement récemment (Oro et al. 1995, 1996, Tuck et al. 2003, Cuthbert et al. 2003, Votier et al. 2004, Lewison et al. 2004, Véran et al. 2007, Frederiksen et al. 2008, Véran et Lebreton 2008). Au niveau mondial, les espèces d'oiseaux marins les plus fréquemment prises dans les palangres sont les albatros, les pétrels et les puffins de l'Océan Austral, le fulmar boréal dans les océans Atlantique et Pacifique Nord, ainsi que les albatros et certaines espèces de goélands de l'Océan Pacifique (Brothers et al. 1999). Parmi celle-ci, les enjeux de conservation concernent principalement les albatros et les pétrels, la plupart de ces espèces ayant un statut de conservation défavorable (en danger critique d'extinction à vulnérable, IUCN 2007). Dans certaines pêcheries de l'Océan Austral, la mortalité accidentelle dans les câbles de chalut est également élevée (Sullivan et al. 2006, Watkins et al. 2008).

Au début des années 2000, l'impact de la mortalité accidentelle dans les pêcheries sur les paramètres démographiques des oiseaux et mammifères marins restait peu quantifié. De plus, très peu d'études avaient estimé l'impact relatif des fluctuations climatiques et des pêcheries sur la dynamique des populations (Cuthbert et al. 2003, Frederiksen et al. 2004). Ceci a été l'objectif de la thèse de Virginie Rolland chez plusieurs espèces d'albatros de l'Océan Austral et du diplôme EPHE de Cédric Marteau sur deux espèces de pétrels. Lorsque l'on fait le bilan de la thèse on s'aperçoit que sur quatre espèces d'albatros, trois ont leur probabilité de survie négativement reliée aux efforts de pêche à la palangre dans les zones où ces espèces s'alimentent (Rolland 2008, Rolland et al. 2008, Rolland et al. sous presse). Une espèce, l'albatros à sourcils noirs, voit néanmoins son succès reproducteur augmenter avec l'effort de pêche au chalut sur les zones d'alimentation au niveau de l'accord du plateau péri insulaire de Kerguelen.

Comme nous l'avons vu précédemment, les fluctuations climatiques affectent également les taux vitaux de certaines de ces espèces, mais c'est principalement le succès reproducteur qui est impacté. La comparaison de ces effets (efforts de pêche versus variables climatiques) a été effectuée en s'appuyant sur les avancées méthodologiques récentes proposées en capture recapture (Grosbois et al. 2008). L'impact des pêcheries sur la survie adulte était équivalent (valeurs de pentes similaires) à celui du climat dans les cas où le climat affectait ce paramètre démographique. Néanmoins, au niveau interspécifique c'est la survie adulte qui est le plus fréquemment impactée par les pêcheries. La pente moyenne des effets de la pêche sur la survie adulte était de -0.237 $\pm$ 0.041 tandis que la pente moyenne des effets climatiques sur le succès reproducteur était de 0.162 $\pm$ 0.020. Même si cette différence n'est pas statistiquement significative au seuil de 5% ($\chi_1^2 = 0.172, P = 0.100$), l'effet moyen des pêcheries sur la survie adulte est 46.3% plus élevé que l'effet moyen du climat sur le succès reproducteur. Le taux de croissance de ces espèces à forte longévité étant plus sensible aux variations de la survie adulte, l'impact des pêcheries sur ces espèces est donc potentiellement plus important que l'effet des variations climatiques.

Une synthèse des effets des activités de pêche à la palangre et au chalut est présentée dans le Tableau 6. Elle conforte les résultats obtenus lors de la thèse de Virginie Rolland. On note en effet 17 relations négatives (contre 1 seule positive) entre l'effort de pêche et la survie adulte et trois relations positives avec le succès reproducteur. Les relations positives suggèrent que dans certains cas les oiseaux marins bénéficient probablement d'une source de nourriture supplémentaire offerte par les pêcheries (rejets et déchets de pêche), comme cela a été montré chez d'autres espèces d'oiseaux marins (Oro et al. 1996, Garthe et al. 1996, Tuck et al. 2001, Grémillet et al. 2008). Ceci est d'ailleurs confirmé par l'étude du régime alimentaire de l'albatros à sourcils noirs et du pétrel à menton blanc chez lesquels des restes d'appâts utilisés par les palangriers ont été retrouvés dans les contenus stomacaux des poussins pendant la période de reproduction (Thompson 1992, Catard et al. 2000, Marteau 2007) et dont les adultes sont très fréquemment observés s'alimentant autour des bateaux de pêche (Cherel et al. 1996).

Cependant, plusieurs études n'ont pas détecté de relation entre l'effort de pêche à la palangre et la survie adulte, malgré le fait que les populations étudiées étaient en déclin et que de nombreux individus de ces espèces étaient capturés accidentellement dans les engins de pêche. D'autres paramètres démographiques peuvent avoir été affectés dans ces cas mais n'ont pas été estimés. Seulement trois études ont examiné les relations entre l'effort de pêche et d'autres paramètres démographiques que le succès reproducteur ou la survie adulte. Les résultats suggèrent également des effets négatifs de la pêche à la palangre sur la survie juvénile ou immature et par conséquent sur la probabilité de recrutement dans la population reproductrice (Weimerskirch et al. 1987, Baker et al. 2007, Barbraud et al. 2008). La plus forte vulnérabilité des jeunes individus aux engins de pêche (palangre, filets) a également été observée chez d'autres espèces d'oiseaux marins (albatros : Murray et al. 1993, Gales et al. 1998 ; cormorans : Bregnballe et Frederiksen 2006). Les hypothèses avancées pour expliquer ce constat sont que les jeunes individus passeraient plus de temps que les adultes dans les zones où l'effort de pêche est important, seraient moins efficaces dans leur recherche de nourriture que les adultes et seraient plus attirés par les bateaux de pêche, seraient plus affamés que les adultes et prendraient plus de risques et seraient moins expérimentés que les adultes pour capturer les appâts sur les lignes.

Même si le taux de croissance des populations d'oiseaux et de mammifères marins est moins sensible aux variations de la survie juvénile qu'à celles de la survie adulte, une mortalité chronique des jeunes individus pendant de longues périodes peut conduire à une diminution importante des populations. L'estimation des probabilités de survie juvénile et de recrutement chez ces espèces est donc également cruciale ainsi que la quantification de l'impact des facteurs environnementaux (climatiques, océanographiques, anthropiques) sur ces paramètres. Alternativement, la mise en place de mesures de conservation (voir ci-dessous) pourrait dans certains cas expliquer l'absence de relation entre probabilité de survie et effort de pêche. En effet la plupart de ces relations font l'hypothèse que le taux de mortalité accidentelle (qui est souvent inconnu faute d'estimations fiables concernant le nombre total d'individus tuées accidentellement et dans certains cas de la taille de population) est proportionnel à l'effort de pêche (Véran et al. 2007). Ce postulat risque de s'avérer faux lorsque des mesures visant à réduire la mortalité accidentelle sont prises. Des efforts de conservation ont été entrepris depuis plusieurs années pour diminuer l'ampleur de la mortalité accidentelle de prédateurs marins dans l'Océan Austral (zone CCAMLR). La mise en place de systèmes d'effarouchement sur les lignes de pêche ou sur les câbles des chaluts, le lestage des lignes, la pêche de nuit, la fermeture de la pêche lors de certaines périodes, le contrôle de la pêche illégale et la présence de contrôleurs de pêche ont

contribué à faire diminuer considérablement la mortalité accidentelle dans la zone CCAMLR de l'Océan Austral depuis le début des années 2000.

Dans la plupart des secteurs de la zone CCAMLR la mortalité est actuellement quasi nulle, excepté dans le secteur où se trouvent les zones économiques exclusives gérées par la France (Kerguelen et Crozet en particulier), malgré une diminution significative de la mortalité ces dernières années (Delord et al. 2005). Deux espèces sont principalement concernées : le pétrel à menton blanc et le pétrel gris. Actuellement, de nombreux observateurs et scientifiques pensent qu'il est très probable que les pêcheries à la palangre aux thons et à l'espadon au nord de la zone CCAMLR (Gales et al. 1998, Ryan et al. 2002, Tuck et al. 2003), ainsi que certaines pêcheries au chalut près des côtes sud africaines et sur la plateau patagonien (Watkins et al. 2008), aient des effets négatifs importants sur les paramètres démographiques des albatros et pétrels de l'Océan Austral, menaçant potentiellement la pérennité de leurs populations.

Le taux de croissance des populations d'espèces à forte longévité étant fortement sensible aux variations de la survie adulte (Lebreton et Clobert 1991), une diminution de celle-ci peut donc se traduire par une diminution importante du taux de croissance et augmenter la probabilité d'extinction des populations. Les nombreuses relations négatives entre la survie adulte et l'effort de pêche à la palangre, également trouvées chez d'autres espèces d'albatros dans l'hémisphère nord (Véran et al. 2007), combiné à la diminution de la plupart des populations d'albatros et de pétrels étudiées suggèrent que la mortalité accidentelle associée aux pêcheries a constitué et constitue encore un facteur majeur de déclin, malgré des effets bénéfiques de certains types de pêcheries dans des cas isolés. De plus, chez certaines espèces où la recherche d'un partenaire peut prendre plusieurs années (Bried et al. 2003), l'impact de la mortalité accidentelle peut être accentué par le veuvage induit lors de la mort d'un partenaire (Mills et Ryan 2005). Enfin, d'autres facteurs peuvent accentuer l'effet de cette mortalité additionnelle dans les pêcheries tels que l'impact des fluctuations climatiques comme nous l'avons vu précédemment, l'impact de prédateurs introduits (Pontier et al. 2002, Jouventin et al. 2003) ou de maladies (Weimerskirch 2004, Rolland et al. 2009). Il est important de pouvoir quantifier l'effet relatif de ces facteurs sur la dynamique des populations afin d'optimiser la mise en place de mesures de conservation. Cependant, le nombre d'espèces pour lesquelles les données démographiques sont suffisantes pour explicitement tester les relations entre paramètres démographiques et l'effort de pêche ou d'autres variables environnementales est relativement faible.

Pour plusieurs espèces dont les populations sont concernées par la mortalité accidentelle il n'existe que des données démographiques fragmentaires. Dans de tels cas, des méthodes statistiques récemment développées offrent des perspectives intéressantes. Ces méthodes (Wade 1998, Milner-Gulland et Akçakaya 2001, Niel et Lebreton 2005, Dillingham et Fletcher 2008) se proposent d'estimer une valeur maximale de la mortalité accidentelle induite par les activités humaines (par exemple les pêcheries) au delà de laquelle une population donnée peut être considérée comme exploitée, et donc potentiellement menacée d'extinction, et ce à partir d'une quantité d'information minimale et de règles de décision simples. Les paramètres nécessaires à cette estimation sont la taille de la population, l'âge de première reproduction et la survie adulte, les deux derniers paramètres pouvant éventuellement être estimés à partir de relations allométriques. Ces méthodes d'estimation de prélèvement maximum pourraient s'avérer utiles dans la gestion des populations exploitées, même si elles doivent être utilisées avec prudence dans le cas de très

petites populations, ou lorsqu'il existe des biais de mortalité vers une classe d'âge ou un sexe particuliers (Dillingham et Fletcher 2008).

Enfin, notons que dans l'Océan Austral les problèmes de mortalité accidentelle dans les engins de pêche concernent quasi exclusivement les oiseaux marins. Les captures accidentelles de mammifères marins sont généralement trop anecdotiques pour avoir une influence significative sur les taux de croissance démographique. A l'inverse, et à l'image de certaines espèces d'oiseaux marins, les mammifères marins pourraient plutôt bénéficier, au moins à court terme, des activités de pêche. En effet, plusieurs espèces (orques, cachalots, otaries) sont attirées par les palangres (en particulier dans le cadre de la pêcherie à la légine australe) sur lesquelles elles prélèvent directement les poissons accrochés aux hameçons lors de la remontée des lignes de pêche (Capdeville 1996, Karl-Hermann et al. 2006, Roche et al. 2007). Ce phénomène de déprédation peut parfois concerner une part importante de la palangre avec des taux de déprédation atteignant 50%. On peut donc se demander si à court terme, certaines espèces de cétacés ne bénéficient pas de cette ressource supplémentaire facilement accessible, même si à long terme il est possible que les prélèvements de poissons effectués par les pêcheries provoquent *in fine* une diminution des ressources alimentaires pour plusieurs espèces de mammifères marins. Une exception probable à ce schéma concerne les orques de l'île de la Possession à Crozet comme l'a suggéré le travail de DEA d'Eric Poncelet que j'ai codirigé avec Christophe Guinet. Chez cette espèce la mortalité due aux pêcheries n'est cependant pas occasionnée par les engins de pêche, mais pourrait être directement causée par les pêcheurs (la plupart du temps illégaux) *via* des tirs au fusil ou à la dynamite sur les groupes d'orques venant prélever des légines sur les lignes des palangres. Il n'existe cependant pas de preuve directe de telles mortalités, en raison du manque d'observateur des pêches sur les palangriers illégaux. Ainsi, la probabilité de survie des individus au sein de cette population a fortement diminué suite à l'augmentation exponentielle de la fréquentation de la zone par les pêcheries illégales à la palangre, et la taille de cette population a diminué de plus de 60% en une dizaine d'années (Poncelet et al. sous presse).

Tableau 6. Etudes ayant examiné l'impact des pêcheries sur les paramètres démographiques et la dynamique des populations de prédateurs marins endothermes de l'Océan Austral affectés par la mortalité accidentelle. Les caractères gras correspondent à des relations testées explicitement, les autres à des relations non testées explicitement mais suggérées par une mortalité additive incluse dans des modèles de dynamique de population.

Espèce	SR	N	Sad	Sjuv	Re	Type	Région	Référence
Albatros hurleur *D. exulans*		**-**	**-**	**-**		**Palangre**	**Océan Austral**	**Weimerskirch et al. 1997**
Albatros hurleur *D. exulans*			-			Palangre	Océan Atlantique Sud	Tuck et al. 2001
Albatros hurleur *D. exulans*			-			Palangre	Océan Pacifique Sud	Terauds et al. 2006
Albatros hurleur *D. exulans*			**-**			**Palangre (thon)**	**Océan Indien Sud**	**Nel et al. 2003**
Albatros hurleur *D. exulans*			**+**			**Palangre (légine)**	**Océan Indien Sud**	**Nel et al. 2003**
Albatros hurleur *D. exulans*			**-**			**Palangre**	**Océan Indien Sud**	**Rolland 2008**
Albatros hurleur *D. exulans*		**0**				**Palangre**	**Océan Indien Sud**	**Delord et al. 2008**
Albatros d'Amsterdam *D. amsterdamensis*			**0**			**Palangre**	**Océan Indien Sud**	**Rivalan et al. non publié**
Albatros à sourcils noirs *T. melanophrys*			0			Palangre	Océan Pacifique Sud	Terauds et al. 2005
Albatros à sourcils noirs *T. melanophrys*			**-**			**Palangre**	**Mer de Tasman**	**Rolland et al. 2008**
Albatros à sourcils noirs *T. melanophrys*	**+**					**Chalut**	**Kerguelen**	**Rolland et al. 2008**
Albatros à sourcils noirs *T. melanophrys*			-			Palangre	Océan Atlantique Sud	Arnold et al. 2006
Albatros à sourcils noirs *T. melanophrys*			-			Chalut	Océan Atlantique Sud	Sullivan et al. 2006
Albatros à cape blanche *T. steadi*			-	-		Palangre	Océan Pacifique / Atlantique Sud	Baker et al. 2007
Albatros timide *T. cauta*			0	0		Palangre	Océan Pacifique / Atlantique Sud	Baker et al. 2007
Albatros à tête grise *T. chrysostoma*			0			Palangre	Océan Pacifique Sud	Terauds et al. 2005
Albatros à bec jaune Atlantique *T. chlororhynchos*			**0**			**Palangre**	**Océan Atlantique Sud (Gough)**	**Cuthbert et al. 2003**
Albatros à bec jaune Atlantique *T. chlororhynchos*			**-**			**Palangre**	**Océan Atlantique Sud (Tristan)**	**Cuthbert et al. 2003**
Albatros à bec jaune Indien *T. carteri*			**0**			**Palangre**	**Océan Indien Sud**	**Rolland et al. 2009**
Albatros fuligineux à dos sombre *P. fusca*			**-**			**Palangre**	**Océan Indien Sud**	**Rolland 2008**
Albatros fuligineux à dos sombre *P. fusca*		**(-)**				**Palangre**	**Océan Indien Sud**	**Delord et al. 2008**
Albatros fuligineux à dos clair *P. palpebrate*		**0**				**Palangre**	**Océan Indien Sud**	**Delord et al. 2008**
Fulmar géant *M. giganteus*		**0**				**Palangre**	**Océan Indien Sud**	**Delord et al. 2008**
Fulmar de Hall *M. halli*		**(-)**				**Palangre**	**Océan Indien Sud**	**Delord et al. 2008**
Pétrel à menton blanc *P. aequinoctialis*	**+**					**Palangre**	**Océan Indien Sud**	**Barbraud et al. 2008**
Pétrel à menton blanc *P. aequinoctialis*					**-**	**Palangre**	**Océan Indien Sud**	**Barbraud et al. 2008**
Pétrel à menton blanc *P. aequinoctialis*			**0**			**Palangre**	**Océan Indien Sud**	**Barbraud et al. 2008**
Pétrel gris *P. cinerea*			**-**			**Palangre**	**Océan Indien Sud**	**Barbraud et al. 2006**
Puffin à pieds pâles *Puffinus carneipes*			-			Palangre	Australie	Baker et Wise 2005
Fou du Cap *Morus capensis*	**+**		**-**			**Chalut**	**Océan Atlantique Sud**	**Grémillet et al. 2008**
Orque *Orcinus orca*		**-**	**-**			**Palangre**	**Océan Indien Sud**	**Poncelet et al. 2009**

8.3 Dynamique des populations et scénarios

Les facteurs climatiques et les activités de pêche affectent les paramètres démographiques de plusieurs populations d'oiseaux et de mammifères marins de l'Océan Austral. Afin d'estimer l'impact de ces effets sur les populations, d'évaluer les effets de mesures de conservation et des changements climatiques futurs, il est nécessaire de modéliser la dynamique des populations et de faire des scénarios. Pour cela il est nécessaire d'estimer les paramètres démographiques des populations étudiées ainsi que les relations fonctionnelles entre ces paramères et les variables climatiques, océaniques et les activités de pêche.

Ceci a été entrepris lors des thèses de Stéphanie Jenouvrier, Marie Nevoux et Virginie Rolland qui ont notamment bénéficié du groupe de travail sur la démographie des albatros animé par Hal Caswell et qui visait à améliorer l'estimation des taux vitaux chez les espèces à reproduction biennale. Jusqu'à présent il n'existait pas de méthode adéquate permettant d'obtenir des estimateurs non biaisés des taux vitaux chez ces espèces. Chez les albatros à reproduction biennale, les individus reproducteurs parvenant à élever un poussin jusqu'à son envol ne vont pas se reproduire l'année suivante. La période de reproduction est en effet particulièrement longue (de huit mois à un an), ce qui ne permet pas aux individus de reconstituer leurs réserves énergétiques dans l'intervalle de temps séparant la fin d'une reproduction et le début de la période de reproduction suivante. En revanche les individus qui échouent précocement dans leur tentative de reproduction, c'est-à-dire au stade de l'incubation ou juste après l'éclosion, disposerons de suffisamment de temps pour reconstituer leurs réserves et la plupart se reproduiront lors de la saison de reproduction suivante. Le développement d'un modèle de CMR intégrant quatre états fonctions du statut reproducteur des individus (avec des contraintes particulières sur les probabilités de transition) implémenté dans un programme (M-Surge) développé au CEFE permettant d'estimer les probabilités de survie et de transition, a permis de lever ces difficultés. Par la suite l'approche utilisée a consisté à introduire explicitement les relations entre les variables environnementales et les paramètres démographiques dans des modèles matriciels (type Leslie). Dans un premier temps ceci a nécessité l'élaboration d'un cycle de vie pour chaque espèce et l'estimation des paramètres correspondants n'ayant pas été estimé jusqu'alors tels que l'âge de première reproduction, la probabilité de recrutement âge spécifique, et les probabilités d'émigration ou d'immigration.

Un premier résultat attendu, est que chez toutes les espèces examinées, le taux de croissance est plus sensible aux variations de la survie adulte qu'à n'importe quel autre paramètre démographique. Lorsqu'elle a pu être estimée, l'immigration de reproducteurs a également un impact important sur le taux de croissance, particulièrement pour les espèces annuelles. Le taux de croissance présente également une sensibilité aux variations de la survie juvénile relativement similaire entre les espèces. Les sensibilités aux paramètres liés à la reproduction sont les plus faibles. Les corrélations entre les variances et les sensibilités des paramètres présentent une tendance négative. L'ensemble de ces résultats reste cohérent avec les prédictions de la théorie de la canalisation des traits d'histoire de vie, prédisant que les traits avec la plus forte sensibilité seraient les plus canalisés (les moins variables) face à la variabilité environnementale (Pfister 1998, Saether et Bakke 2000, Gaillard et Yoccoz 2003).

Les modèles stochastiques intégrant explicitement les relations entre taux vitaux et variables environnementales permettent d'estimer des taux de croissance qui restent très proches de ceux observés à l'aide de comptages indépendants. A partir de ces modèles, il est possible de projeter les taux de croissance selon divers scénarios climatiques et anthropiques. Concernant les scénarios climatiques, nous nous sommes généralement basés sur les sorties de modèles climatiques utilisés par le GIECC pour modéliser le climat des prochaines décennies. Nous avons extrait les valeurs prédites des variables climatiques affectant les traits démographiques et les avons utilisées pour projeter les taux de croissance. Pour les espèces affectées par les pêcheries, ne disposant pas de prédiction des efforts de pêche basée sur des modèles socio-économiques, nous avons projeté les taux de croissance avec un effort de pêche nul, équivalent à celui observé actuellement ou avec divers accroissements de l'effort de pêche. Les espèces pour lesquelles cette démarche a été effectuée sont présentées dans le Tableau 7.

Alors que l'on pourrait avoir l'impression que les changements climatiques futurs aient plutôt des effets négatifs sur les prédateurs marins endothermes de l'Océan Austral, l'effet sur le taux de croissance par rapport à la situation actuelle est très variable selon les espèces. Pour quatre espèces, ces effets seraient plutôt négatifs alors qu'ils seraient plutôt positifs pour trois espèces et quasi nuls pour trois autres. Il faut noter la très faible représentation des manchots dans ce tableau, mais les scénarios établis à partir des relations entre paramètres démographiques et variables climatiques et de modèles conceptuels (tel que le modèle d'optimalité décrit plus haut), suggèrent plutôt un impact négatif des changements climatiques futurs chez d'autres espèces de manchots antarctiques (manchot adélie, manchot à jugulaire et manchot papou, Forcada et al. 2006). Néanmoins ces premiers résultats sont cohérents avec l'hypothèse de conséquences des changements climatiques pour différentes espèces fonctions de leurs affinités écologiques et de leur potentialité à exploiter de nouvelles niches résultant de la modification des habitats.

Bien que cela puisse paraître trivial, une tendance forte concerne l'effet positif sur le taux de croissance qu'engendrerait l'absence de mortalité accidentelle causée par les pêcheries pour les espèces concernées par cette menace. Dans tous les cas les modèles prédisent des valeurs de taux de croissance plus élevées qu'en présence de mortalité accidentelle. Pour la plupart des espèces, le taux de croissance deviendrait supérieur à 1 et les populations augmenteraient. Pour certaines espèces, les effets négatifs des changements climatiques et de la mortalité additive occasionnée par les pêcheries industrielles s'ajoutent, comme par exemple le pétrel à menton blanc, alors qu'il existe une compensation partielle pour d'autres espèces. Par exemple, chez l'albatros à sourcils noirs, le réchauffement des eaux aux alentours de Kerguelen devrait bénéficier à la survie adulte et au succès reproducteur. Le taux de croissance actuel de la population est probablement limité par la mortalité additive due aux pêcheries à la palangre au sud de l'Australie en dehors de la période de reproduction (Rolland et al. 2008). Un réchauffement moyen des eaux de 0.62°C permettrait à cette population d'augmenter jusqu'à une certaine capacité de charge ou d'être stable quelque soit l'effort de pêche exercé dans les eaux tasmaniennes, toutes choses égales par ailleurs (Figure 29). Ainsi le réchauffement des eaux pourrait compenser la mortalité additionnelle due à un effort de pêche accru. Actuellement, la population reste dans un état de stabilité précaire car une augmentation de seulement 20% de l'effort de pêche serait suffisante pour amener le taux de croissance de la population en dessous du seuil de stabilité.

Au-delà d'un déclin, des réponses phénotypiques et évolutives peuvent être associées face à la mortalité additionnelle des adultes exercée par les pêcheries. La théorie des traits d'histoire de vie prédit en effet qu'une augmentation de la mortalité chez les classes d'âge les plus vieilles devrait sélectionner un âge de première reproduction plus précoce et une augmentation de l'effort de reproduction chez les classes d'âge précédant celles qui sont affectées par une mortalité additionnelle (Gadgil et Bossert 1970, Schaffer 1974, Law 1979, Michod 1979, Charlesworth 1994, Bennett et Owens 2002). De telles réponses ont été mises en évidence avec des données empiriques concernant plusieurs espèces de poissons exploitées (Trippel 1995, Law 2000, Rochet et al. 2000) ou de manière expérimentale (Reznick et al. 1990). La diminution de l'âge de première reproduction chez l'albatros hurleur observée au cours des années 1970 lors d'une forte période de mortalité des adultes liée aux pêcheries est cohérente avec cette prédiction (Weimerskirch et Jouventin 1987). Cependant, les contraintes évolutives propres à la plupart des espèces d'oiseaux marins de l'Océan Austral, et en particulier les albatros et les pétrels, limitent considérablement leurs capacités de réponse à une augmentation de la mortalité adulte. L'augmentation de l'effort de reproduction ne peut en effet se faire *via* une augmentation de la taille de ponte (limitée phylogénétiquement à un œuf, Warham 1990), d'une augmentation de la taille à maturité (espèces à croissance limitée), ou de la fréquence de reproduction fortement contrainte par la variabilité saisonnière de l'Océan Austral. Chez les espèces pour lesquelles la mortalité additionnelle concerne les jeunes classes d'âge avant la maturité, une augmentation de la mortalité juvénile conduira en théorie à des patrons de sélection inverses (âge de première reproduction plus tardif, diminution de l'effort de reproduction).

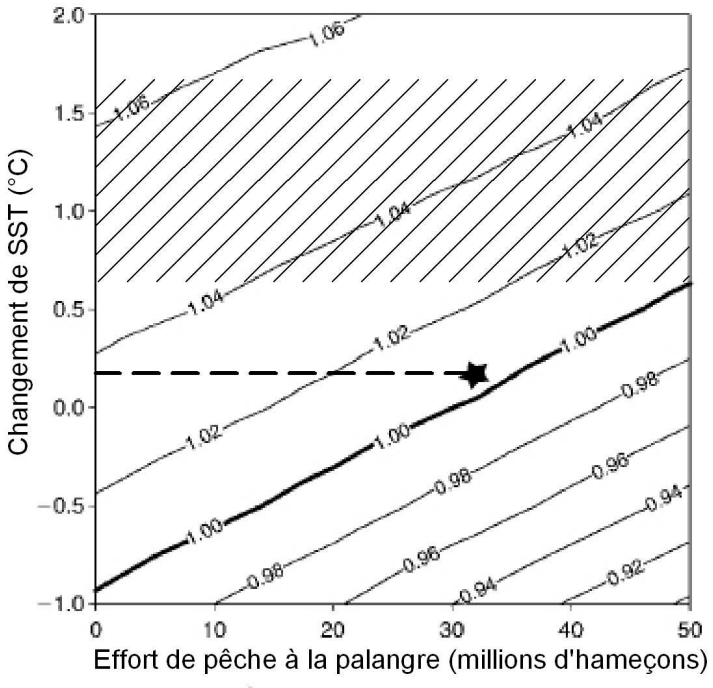

Figure 29. Taux de croissance de la colonie d'albatros à sourcils noirs à Kerguelen selon différents scénarios d'anomalies de température de surface de la mer à Kerguelen et d'effort de pêche au thon dans les eaux tasmaniennes. L'étoile représente les conditions actuelles (taux de croissance de 1.003). La ligne pointillée projette le taux de croissance pour une mortalité accidentelle nulle (1.035). L'aire hachurée représente l'incertitude concernant l'augmentation des températures de surface modélisées par les modèles climatiques à l'horizon 2065. Source : Rolland et al. sous presse.

*Tableau 7. Espèces d'oiseaux marins pour lesquelles les relations entre taux vitaux et variables environnementales ont été explicitement intégrées dans des modèles matriciels de dynamique de population, et pour lesquelles des prévisions ont été effectuées selon les changements climatiques prédits par les modèles du GIECC. *Le déclin actuel de la colonie d'étude d'albatros à bec jaune à Amsterdam est du en grande partie à une faible survie des poussins au nid, la plupart succombant au choléra aviaire (Weimerskirch 2004, Rolland et al. 2009).*

Espèce	**Impact des pêcheries**	**Impact du climat**	**Effet des changements climatiques futurs par rapport à la situation actuelle**	**Effet des changements climatiques futurs par rapport à la situation actuelle sans pêcherie**	**Références**
Manchot empereur		✔	↘		Jenouvrier et al. 2009
Albatros hurleur	✔		→	↗	Rolland 2008
Albatros d'Amsterdam		✔	↗		Rivalan et al. soumis
Albatros à sourcils noirs	✔	✔	↗	↗↗	Rolland 2008
Albatros à bec jaune		✔	↘*		Rolland 2008
Albatros fuligineux à dos sombre	✔	✔	→	↗	Rolland 2008
Fulmar antarctique		✔	→		Jenouvrier et al. non publié
Pétrel des neiges		✔	→		Rivalan et al. non publié
Pétrel à menton blanc	✔	✔	↘	→	Barbraud et al. 2008
Pétrel gris	✔	✔	↘	↗	Barbraud et al. 2006

La plupart de ces prévisions doivent actuellement être considérées comme exploratoires et préliminaires, et les résultats indiquer de grandes tendances. En effet, plusieurs limitations à ces modèles peuvent être identifiées :

- La plupart des relations entre les paramètres démographiques et les variables climatiques ont été testées avec des modèles linéaires. Il est cependant vraisemblable que ces relations soient non linéaires. Par exemple, l'indice d'oscillation nord atlantique est relié de manière non linéaire à la dynamique de populations de plusieurs espèces de mammifères herbivores (Mysterud et al. 2001). De même, chez la cigogne blanche, la probabilité de survie adulte est reliée de manière non linéaire aux quantités de pluie au Sahel sur la zone d'hivernage (Nevoux et al. 2008). Des développements méthodologiques récents devraient permettre d'améliorer notre capacité à détecter de tels effets non linéaires (Gimenez et Barbraud 2009).

- Les effets de la densité sur les paramètres démographiques n'ont généralement pas été pris en compte dans les modèles matriciels. Or, pour certaines espèces de prédateurs marins nous savons qu'il existe des relations de densité dépendance sur la survie adulte (Barbraud et Weimerskirch 2003), juvénile (de Little et al. 2007) ou sur la taille de population (Lande et al. 2002, Delord et al. 2004). De plus, les taux vitaux tels que la survie peuvent être reliés de manière non linéaire à la densité de population (Lima et al. 2002). Enfin pour les petites populations telles que celle de l'albatros d'Amsterdam l'existence d'effet Allee n'a pas été testée.

- La sénescence, qui a été mise en évidence chez plusieurs espèces (Jones et al. 2008), notamment des prédateurs marins endothermes de l'Océan Austral (Weimerskirch 1992, Beauplet et al. 2006, Berman

et al. 2009), n'a pas été intégrée dans les modèles matriciels et l'effet des fluctuations climatiques sur les vieux individus n'a été que très peu exploré (Coulson et al. 2001).

- Pour certaines espèces, malgré les efforts considérables entrepris au cours des dernières années, il existe encore des incertitudes quant aux zones océaniques fréquentées, en particulier pour les juvéniles et les immatures. Par conséquent, nos connaissances concernant l'impact du changement climatique et des pêcheries sur ces classes d'âge restent très fragmentaires.

- D'autres facteurs que le climat et la mortalité accidentelle dans les pêcheries peuvent affecter les taux vitaux et des processus de synergie peuvent apparaître (Brook et al. 2008). Chez l'albatros à bec jaune, l'impact du choléra aviaire n'a pu être intégré de manière satisfaisante dans les modèles de population utilisés pour effectuer des prévisions par manque de connaissances sur la dynamique de cette maladie. La prédation exercée par les espèces de mammifères introduites constitue une menace permanente pour plusieurs espèces d'oiseaux marins. Bien que l'impact de cette mortalité additive ait été modélisé chez quelques espèces (Russell et al. 2009), aucune étude n'a actuellement intégré cette composante dans un modèle de population simultanément avec l'effet des variables climatiques ou des pêcheries.

- Dans certains cas les gammes de variation des variables climatiques et océanographiques issues des modèles climatiques dépassent celles dont l'effet sur les paramètres démographiques a été analysé. Par conséquent, les relations fonctionnelles obtenues jusqu'alors ne sont plus valables dans de tels scénarios.

- Enfin, ces modèles de populations n'intègrent pas les autres types de réponses des organismes à des changements environnementaux. Par exemple, il est reconnu que certaines espèces répondent aux changements climatiques par un ajustement phénologique, par des changements de distribution ou microévolutifs (Berteaux et al. 2004, Parmesan 2006, Charmantier et al. 2008).

Ces limitations sont communes à la plupart des études qui tentent de modéliser l'impact des changements climatiques futurs sur les populations (Berteaux et al. 2006). Selon la terminologie utilisée par Berteaux et al. (2006) la modélisation de l'impact des changements climatiques futurs sur les populations de prédateurs marins de l'Océan Austral est à la fois prédictive et prévisionnelle. Prédictive concernant les modèles démographiques car ceux-ci intègrent explicitement des relations de cause à effet entre paramètres démographiques et taux de croissance des populations. Prévisionnelle concernant les relations fonctionnelles entre paramètres démographiques et facteurs climatiques car dans la plupart des cas les relations de cause à effet ne sont que partiellement ou pas connues (approche corrélative). Même si les prévisions effectuées peuvent s'avérer utiles (pas d'extrapolation au-delà des valeurs observées des facteurs climatiques dans la plupart des cas) le développement de modèles entièrement prédictifs nécessitera une connaissance approfondie des mécansimes écologiques sous jacents aux relations fonctionnelles qui ont été identifiées.

Les résultats de ces études peuvent être utiles à la biologie de la conservation des oiseaux et mammifères marins de l'Océan Austral. Même s'il est clair que les changements climatiques affectent certaines populations, pouvant potentiellement mener à leur extinction, il sera très difficile d'agir sur cette menace

étant donnée l'inertie des systèmes climatiques, économiques et technologiques (Van Vuuren et al. 2008). Un constat général chez les climatologues est que même si nous stoppions immédiatement les facteurs à l'origine des changements climatiques, ceux-ci seraient inévitables dans le siècle à venir à cause de l'inertie des processus climatiques (IPCC 2007). En revanche, il est possible d'agir sur d'autres menaces avec des résultats qui peuvent être relativement rapides, même si la plupart de ces espèces ont des stratégies démographiques lentes. C'est le cas de la mortalité accidentelle dans les pêcheries qui a été grandement réduite dans certaines pêcheries suite à la mise en place de plusieurs mesures complémentaires (Croxall et al. 2007), ou de l'éradication d'espèces introduites sur certaines îles (Micol et Jouventin 2002). Face à l'accélération des changements climatiques il est indispensable d'accentuer les efforts de conservation vers une diminution des autres types de menaces, en particulier pour les espèces négativement affectées par les changements climatiques.

9

Autres changements

Les espèces qui survivent ne sont pas les espèces les plus fortes, ni les plus intelligentes, mais celles qui s'adaptent le mieux aux changements. Charles Darwin (L'Origine des espèces).

La majorité des travaux de recherche que j'ai effectué avec des étudiants depuis mon entrée au CNRS ont porté sur l'impact des changements environnementaux sur les traits démographiques (succès reproducteur, survie adulte et juvénile, recrutement, taille de population) des oiseaux et mammifères marins de l'Océan Austral. D'autres types de réponses aux changements climatiques ont cependant été mis en évidence chez les animaux (voir Parmesan 2006 pour une synthèse récente).

9.1 Changements phénologiques

Depuis peu, je me suis intéressé à deux autres types de réponses chez les prédateurs marins. Jusqu'à très récemment il existait très peu d'études ayant examiné les réponses phénologiques des oiseaux et mammifères marins aux changements climatiques en général. En Arctique, Gaston et al. (2005a, 2005b) ont montré qu'en réponse à une diminution de l'étendue de la banquise, les guillemots de Brunnich (*Uria lomvia*) avaient avancé leur date de ponte au nord de leur limite de répartition, alors qu'aucun changement n'a été noté au sud. En Mer du Nord, Frederiksen et al. (2004b) ont détecté des relations entre l'oscillation nord atlantique, les températures de surface de l'eau de mer et les dates de ponte chez trois espèces d'oiseaux marins. Chez deux espèces (la mouette tridactyle *Rissa tridactyla* et le guillemot de Troïl *Uria aalge*), les dates de ponte ont été retardées d'environ 10 et 5 jours respectivement entre 1980 et 2002, alors qu'aucun décalage n'a été observé chez le cormoran huppé (*Phalacrocorax aristotelis*). Précédemment Aebischer et al. (1990) avaient noté une corrélation entre la date de ponte et le régime des vents d'ouest chez la mouette tridactyle. Un aspect particulièrement intéressant de l'étude de Frederiksen et al. (2004b), bien connu chez

de nombreuses espèces d'oiseaux terrestres (Lack 1968), est le meilleur succès reproducteur des individus se reproduisant tôt dans la saison pour une des espèces étudiées. Ceci peut avoir des conséquences démographiques car il a été montré chez de nombreuses espèces qu'une reproduction précoce est généralement associée à un succès reproducteur et une survie des jeunes élevés, et donc potentiellement à un meilleur recrutement des jeunes dans la population.

A partir des données d'observations précises et régulières des dates d'arrivées et de pontes de plusieurs espèces d'oiseaux marins en Terre Adélie, nous avons pu montrer que dans l'ensemble, les dates d'arrivées et de pontes ont été retardées en moyenne de plus de 9 et 2 jours respectivement sur une période de près de 50 ans (Barbraud et Weimerskirch 2006). Pour plusieurs espèces il existe des relations négatives entre ces évènements phénologiques et l'étendue de la glace de mer suggérant un forçage environnemental. Une hypothèse avancée pour expliquer ces changements est que la diminution de l'étendue de la glace combinée à un allongement de la présence de celle-ci ont conduit à une diminution de la quantité et de l'accessibilité des ressources alimentaires au début de la saison de reproduction, lorsque ces espèces d'oiseaux marins ont besoin de capitaliser des réserves énergétiques en vue de la reproduction. Cette hypothèse reste à confirmer, les variations d'étendue de la glace n'expliquant qu'un quart de la variabilité des dates d'arrivée et de ponte. Il serait intéressant de confirmer de telles tendances sur d'autres espèces de prédateurs marins endothermes de l'Océan Austral. Depuis 2006, plusieurs études ont mis en évidence des décalages phénologiques chez d'autres espèces d'oiseaux marins (Tableau 8). Parmi les populations présentant une réponse phénologique (68%), une majorité (60%) semblent avoir retardé leur reproduction au cours des dernières décennies, même si certaines l'ont avancée (40%). Ces résultats semblent contraster avec ceux obtenus chez de nombreuses espèces terrestres montrant une tendance à un avancement de la phénologie lié à une augmentation des températures (Beebee 1995, Crick et al. 1997, Bradley et al. 1999, Gibbs et Breisch 2001, Menzel et al. 2003, Hüppop et Hüppop 2003). Cependant, ce retardement de la reproduction est en grande partie du aux espèces antarctiques, et il existe encore trop peu d'études portant sur les prédateurs marins endothermes pour confirmer cette tendance.

Tabelau 8. Oiseaux marins pour lesquels les tendances à long terme d'évènements phénologiques ont été examinées. A = date d'arrivée sur les sites de reproduction ; P = date de ponte ; E = date d'éclosion ; SIE = étendue de glace ; SIC = concentration de la glace de mer ; SST = température de surface de la mer ; T = température atmosphérique ; NAO = indice d'oscillation nord atlantique ; NOI = indice d'oscillation de l'hémisphère nord ; Pr = indice d'abondance de la principale espèce proie. 1 Barbraud et Weimerskirch 2006, 2 Wanless et al. 2008, 3 Frederiksen et al. 2004, 4 Byrd et al. 2008, 5 Sydeman et al. 2008, 6 Gaston et al. 2005b, 7 Reed et al. 2009, 8 Moe et al. sous presse. + = tendance positive significative (5%), - = tendance négative, 0 = pas de tendance.

Espèce	**Site, référence**	**Paramètre**	**Tendance**	**Environnement**
Manchot empereur *A. forsteri*	Antarctique, 1	A	0	
Manchot empereur *A. forsteri*	Antarctique, 1	P	0	SIE
Manchot Adélie *P. adeliae*	Antarctique, 1	A	0	
Manchot Adélie *P. adeliae*	Antarctique, 1	P	+	SIE
Fulmar géant *M. giganteus*	Antarctique, 1	A	0	
Fulmar antarctique *F. glacialoides*	Antarctique, 1	A	+	SIE
Pétrel antarctique *Thalassoica antarctica*	Antarctique, 1	A	+	
Damier du Cap *Daption capensis*	Antarctique, 1	A	+	SIE
Damier du Cap *D. capensis*	Antarctique, 1	P	+	SIE
Pétrel des neiges *P. nivea*	Antarctique, 1	A	0	
Pétrel des neiges *P. nivea*	Antarctique, 1	P	0	
Pétrel de Wilson *Oceanites oceanicus*	Antarctique, 1	A	+	SIE
Fou de Bassan *Morus bassanus*	Atlantique nord, 2	E	+	
Cormoran huppé *Phalacrocorax aristotelis*	Mer du Nord, 3	P	0	SST
Skua Maccormick *Stercorarius maccormicki*	Antarctique, 1	A	0	SIE

Skua de Maccormick *S. maccormicki*	Antarctique, 1	P	-	
Mouette tridactyle *Rissa tridactyla*	Mer du Nord, 3	P	+	NAO, SST
Mouette tridactyle *R. tridactyla*	Pacifique nord, 4, 5	E	-	SIC, SST, Pr
Mouette tridactyle *R. tridactyla*	Atlantique nord, 8	E	0	SIC, SST
Mouette des brumes *R. brevirostris*	Pacifique nord, 4, 5	E	-	SIC, SST, Pr
Mergule nain *Alle alle*	Atlantique nord, 8	E	-	SIC, T
Guillemot de Brünnich *Uria lomvia*	Arctique sud, 6	P	-	SIE, T
Guillemot de Brünnich *U. lomvia*	Arctique nord, 6	P	0	SIE
Guillemot de Brünnich *U. lomvia*	Pacifique nord, 4, 5	E	+	SST, Pr
Guillemot de Troïl *U. aalge*	Mer du Nord, 3	P	+	NAO
Guillemot de Troïl *U. aalge*	Pacifique centre, 7	P	-	SST, NOI, Pr
Guillemot de Troïl *U. aalge*	Pacifique nord, 4, 5	E	0	SST, Pr

Les conséquences en termes de valeur sélective de tels décalages dans la reproduction sont potentiellement importantes. Cela peut dans certains cas conduire à une désynchronisation de la reproduction avec le pic d'abondance des ressources nécessaires à l'incubation et à l'élevage des jeunes et avoir des conséquences négatives sur le succès reproducteur (Visser et a. 1998, Thomas et al. 2001, Sanz et al. 2003) et le taux de croissance des populations (Stenseth et al. 2002, Both et al. 2006, Durant et al. 2007). Il serait intéressant de modéliser explicitement l'effet de tels décalages phénologiques sur la dynamique des populations. Cela passe par l'examen de la variabilité des relations entre la date de ponte et le succès reproducteur chez plusieurs espèces.

9.2 Changements de distribution

Les changements de distribution en réponse aux changements globaux (réchauffement climatique et destruction de l'habitat) sont maintenant connus chez un grand nombre d'espèces (Walther et al. 2002, Root et al. 2003, Parmesan 2006). Dans l'Océan Austral, la distribution de quelques espèces de prédateurs marins endothermes semble également changer, ou montre des signes de changements. En Péninsule Antarctique deux espèces de manchots (le manchot à jugulaire et le manchot papou), non inféodées à la glace de mer, ont colonisé la partie sud de la péninsule il y a environ 20 à 50 ans, alors que les données paléontologiques montrent que ces espèces étaient absentes de cette région depuis au moins les 800 dernières années (Fraser et al. 1992, Emslie et al. 1998). Une telle extension vers le sud de l'aire de distribution en réponse à une diminution de l'étendue de la banquise a été documentée durant l'Holocène lors de la période de déglaciation chez le manchot adélie, espèce très inféodée à la glace de mer (Emslie et Woehler 2005, Emslie et al. 2007). Actuellement, les colonies de manchot adélie situées au nord de la Péninsule Antarctique sont d'ailleurs en déclin (Fraser et al. 1992, Hinke et al. 2007), certaines étant abandonnées depuis quelques dizaines à quelques centaines d'années seulement (Emslie et al. 1998). La limite de répartition d'une autre espèce de manchot fortement associée à la banquise, le manchot empereur, semble également se déplacer vers le sud depuis les années 1970. La colonie la plus septentrionale de cette espèce en Péninsule Antarctique comptait en effet environ 150 couples reproducteurs dans les années 1950, alors qu'elle n'en comptait plus que 10 au début des années 2000 (Stonehouse 1953, Poncet 1982, W. Fraser données non publiées), et un déclin de 50% de la colonie de reproduction en Terre Adélie a eu lieu à la fin des années 1970 (Barbraud et Weimerskirch 2001).

Les changements de distribution en mer n'ont cependant été que très peu étudiés chez les oiseaux et mammifères marins (Hyrenbach et Veit 2003, Hemery et al. 2008), en particulier dans l'Océan Austral. Un aspect de la thèse en cours de Clara Peron que je codirige avec Henri Weimerskirch, vise à déterminer s'il

existe des changements d'abondance et de distribution en mer d'une quinzaine d'espèces d'oiseaux marins de l'Océan Austral. Les données utilisées sont issues de séries d'observations standardisées effectuées depuis la passerelle du Marion Dufresne, bateau ravitailleur effectuant des rotations entre La Réunion, Crozet, Kerguelen et Amsterdam. Les comparaisons effectuées entre les périodes 1978-1988 et 2000-2007 suggèrent des changements de distribution concernant trois espèces (Peron et al. 2010). Pour deux espèces ayant le plus d'affinité sub-tropicale (pétrel soyeux et pétrel à menton blanc), l'aire de distribution s'est décalée vers le nord, et pour une autre ayant plutôt une affinité sub-antarctique (albatros hurleur) vers le sud. Les résultats montrent également une diminution d'abondance moins importante du groupe d'espèces fréquentant les eaux au sud du 35ème parallèle que celles fréquentant les eaux au nord du 35ème parallèle, où le réchauffement de la température de surface de l'océan a été le plus marqué lors des vingt dernières années. De tels changements ont été mis en évidence en Baie de Biscaye (Hemery et al. 2008), et sur la côte ouest de l'Amérique du Nord (Hyrenbach et Veit 2003).

Troisième partie

10

Et ensuite ?

J'te disais que cette démarche ne s'imposait pas. Aujourd'hui, les diplomates prendraient plutôt le pas sur les hommes d'action. L'époque serait aux tables rondes et à la détente. Hein ? Qu'est-ce que t'en penses ? Raoul Volfoni (Les Tontons Flingueurs).

L'existence de ce travail est en premier lieu due à celle des séries à long terme concernant le suivi temporel d'individus marqués et les dénombrements. Les avancées dans les connaissances présentées ci-dessus ont été possible grâce à la collaboration de plusieurs personnes : les étudiant(e)s que j'ai codirigé(e)s bien évidemment, les personnes impliquées dans les recherches sur les oiseaux et mammifères marins au CEB de Chizé, les chercheurs d'autres laboratoires en particulier le CEFE de Montpellier pour les développements méthodologiques en CMR. Les collaborations étroites et l'atmosphère de travail sereine et stimulante au sein de l'équipe travaillant sur l'écologie des prédateurs marins au CEBC ont été particulièrement fécondes, les domaines de compétences des différents chercheurs étant complémentaires.

Lorsque l'on fait le bilan aujourd'hui, on constate que des résultats biologiques importants ont été obtenus. Nous avons pu quantifier l'effet des fluctuations climatiques et des pêcheries sur plusieurs traits d'histoire de vie pour un échantillon conséquent d'oiseaux marins de l'Océan Austral. Les températures de surface de l'eau de mer, l'étendue et la concentration de la glace de mer ainsi que la mortalité accidentelle dans les pêcheries jouent des rôles importants dans la dynamique de plusieurs populations. Chez les espèces étroitement liées à la banquise, il semble exister des optimum de l'étendue de la banquise maximisant le taux de croissance des populations. Selon la situation géographique des populations, les changements climatiques futurs amèneront ou éloigneront certaines populations de leur optimum, ce qui potentiellement aura des conséquences importantes sur les probabilités d'extinction et de colonisation locales. Chez plusieurs espèces des décalages phénologiques ont été mesurés à l'échelle des cinquantes dernières années, et il semble que pour quelques espèces des changements de distribution en mer aient eu lieu. Même si les prévisions des effets des changements climatiques futurs sur les populations sont sujettes à de nombreux biais et leur interprétation doit être considérée avec prudence, ces changements auront vraisemblablement des effets contrastés selon les espèces. Face à la forte incertitude liée à ces scénarios et compte tenu de l'impact négatif des pêcheries sur plusieurs populations, il est indispensable de poursuivre les efforts de conservation entrepris pour limiter la mortalité accidentelle dans les engins de pêche ainsi que pour restaurer certains sites de reproduction. L'originalité et la force de ces résultats résulte en partie du nombre d'espèces étudiées, permettant d'identifier des patrons au niveau interspécifique et d'initier un aspect comparatif.

Dans l'avenir j'aimerai m'investir dans plusieurs axes de recherche. Ces axes me sont apparus comme importants au fur et à mesure de mes recherches car ils constituent actuellement des limites à notre compréhension de l'impact des changements globaux sur les populations. Certains de ces axes de recherche me sont partiellement connus m'y étant déjà intéressé au cours des dernières années, pour d'autres il s'agira de développements nouveaux dans mes recherches. Là encore, la disponibilité de séries de données à long terme concernant plusieurs espèces, n'incluant pas uniquement des prédateurs marins, constituera une force et permettra d'effectuer des comparaisons interspécifiques.

10.1 Densité dépendance et synergies entre facteurs

Il serait intéressant d'étudier l'influence de la densité-dépendance sur les paramètres démographiques de plusieurs espèces, comme nous l'avons fait sur le pétrel bleu (Barbraud et Weimerskirch 2003). Ceci permettrait d'améliorer considérablement les modèles de dynamique de population utilisés notamment pour effectuer des prévisions de taille de population selon les scénarios de changements climatiques futurs. Si nous avons montré que les fluctuations climatiques et les pêcheries pouvaient influencer les paramètres démographiques, ces derniers sont éventuellement affectés par d'autres types de facteurs. Par exemple, le succès reproducteur du pétrel à menton blanc diminue en présence de mammifères prédateurs introduits tels que les rats (Jouventin et al. 2003). Ainsi, il est possible que plusieurs facteurs soient à l'origine du déclin de certaines populations, mais que l'effet combiné de ces facteurs sur le taux de déclin des populations soit supérieur à la somme des effets à travers des processus synergiques, et conduisent éventuellement à l'extinction des populations (Brook et al. 2008, Figure 31). Des interactions synergiques entre des facteurs délétères peuvent conduire à la diminution d'une population selon le paradigme de déclin des populations (Caughley 1994), et lorsque la taille de la population atteint une valeur critique sa probabilité d'extinction devient non négligeable à travers des évènements stochastiques selon le paradigme des petites populations (Caughley 1994). Une illustration de tels processus vient du Costa Rica où 40% des cinquante espèces endémiques de grenouilles ont disparu à la fin des années 1980 (Pounds et al. 1999). Ces extinctions sont liées à une interaction entre le changement climatique et l'émergence d'une maladie, où un allongement des périodes de sécheresse, suite à une diminution de la présence de nuages en altitude, a provoqué une augmentation de la prévalence d'un champignon pathogène venant d'altitudes plus basses (Pounds et al. 2006).

Plusieurs populations d'oiseaux marins de l'Océan Austral sont confrontées aux menaces potentielles que sont les changements climatiques, la mortalité accidentelle et la prédation par des prédateurs introduits, mais l'effet combiné de ces menaces sur la probabilité d'extinction de ces populations n'a jamais été explicitement modélisé, encore moins en tenant compte de la densité dépendance. Dans les prochaines années, j'aimerais donc explorer l'effet synergique de ces facteurs ainsi que celui de la densité dépendance sur le taux de croissance des populations de prédateurs marins, et ce en collaboration avec Stéphanie Jenouvrier qui a acquis une forte expérience en modélisation de dynamique des populations et qui vient d'être recrutée au CEB de Chizé.

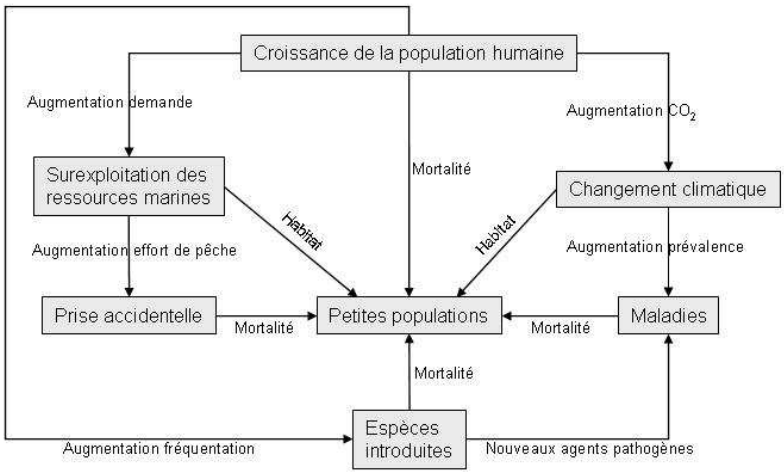

Figure 31. Exemple d'effets rétroactifs synergiques menaçant plusieurs espèces d'oiseaux marins de l'Océan Austral. Plusieurs facteurs contribuent à la diminution de la taille des populations. Lorsque la taille des populations passe en deça d'un seuil critique l'importance de la stochasticité démographique augmente, accroissant la probabilité d'extinction.

10.2 Impact des évènements extrêmes

Les modèles climatiques prédisent en général une augmentation de la fréquence et de l'intensité des évènements climatiques extrêmes (IPCC 2007). Une illustration en est par exemple la vague de chaleur exceptionnelle en Europe de l'ouest au cours de l'année 2003 (Figure 7). Celle-ci a eu des conséquences dramatiques sur les populations humaines occasionnant la mort de plus de 50 000 personnes en Europe (Brücker 2005). L'analyse des données de températures montre qu'un évènement tel que celui de 2003 est statistiquement extrêmement peu probable étant donnée la distribution des valeurs de températures enregistrées jusqu'alors, avec une fréquence de retour de 46 000 ans (Schär et al. 2004). La comparaison des distributions de températures montre un décalage de celles-ci vers des moyennes plus chaudes et donc des évènements extrêmes plus fréquents et plus intenses. L'impact d'évènements climatiques et démographiques extrêmes sur le taux de croissance des populations animales a été relativement peu étudié (Lande 1993, Parmesan et al. 2000, Chan et al. 2005, Altwegg et al. 2006, Jiguet et al. 2007b, Frederiksen et al. 2008). La fréquence et l'impact de tels évènements sur les prédateurs marins de l'Océan Austral demeurent encore peu connus (Figure 32) mais nous disposons des données nécessaires pour explorer cet axe de recherche. A partir de 2010 je co-encadrerais une thèse portant sur l'impact des évènements extrêmes sur la dynamique des populations en tenant compte de l'hétérogénéité (âge, expérience de reproduction, sexe) au sein des populations.

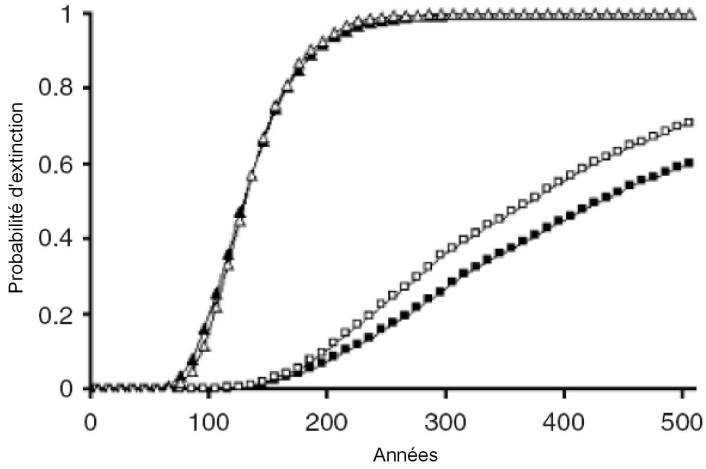

Figure 32. Risque d'extinction d'une petite population (150 couples) de prions de MacGillivray (Pachyptila macgillivrayi), espèce endémique de l'île Saint Paul (Océan Indien sud), selon la fréquence d'occurrence d'évènements catastrophiques de prédation sur des adultes (symboles pleins) ou des adultes reproducteurs uniquement (symboles vides). Les symboles carrés indiquent une prédation immédiate de 30 individus tous les dix ans, les symboles triangulaires une prédation immédiate de 30 individus tous les 5 ans. Source : Jiguet et al. (2007).

10.3 Dispersion chez les oiseaux marins

La réponse des populations aux changements climatiques sera déterminée par plusieurs paramètres notamment le taux de microévolution des traits d'histoire de vie, la plasticité phénotypique et la dispersion (Lande et Shannon 1996, Bradshaw et Holzapfel 2006, Visser 2008). Parmi ceux-ci j'aimerais examiner plus particulièrement les facteurs affectant la probabilité de dispersion chez certaines espèces d'oiseaux marins. Plusieurs études ont quantifié la dispersion chez ces organismes (ex : Spendelow et al. 1995, Spear et al. 1998, Frederiksen et Petersen 2000, Burg et al. 2003, Lebreton et al. 2003, Cam et al. 2004) mais très peu chez les espèces de l'Océan Austral (Inchausti et Weimerskirch 2002, Simeone et al. 2006), et les facteurs environnementaux et phénotypiques affectant la dispersion ont été relativement peu abordés (Clobert et al. 2009). Pourtant, il est important de comprendre ces mécanismes et les facteurs affectant la dispersion doivent être pris en compte afin d'améliorer notre compréhension de l'évolution des populations ainsi que les prédictions concernant l'impact des changements globaux sur les espèces. Pour quelques espèces de pétrels et d'albatros il existe des données de capture-recapture à l'échelle de plusieurs colonies et/ou de plusieurs îles. A partir de ces données, et de données collectées au niveau individuel (âge, sexe, condition corporelle, taille corporelle, fécondité) il devrait être possible d'estimer les probabilités de dispersion à différentes échelles spatiales ainsi que de tester l'importance de certains facteurs extrinsèques (variables climatiques, perturbations anthropiques, densité) sur ces probabilités, ainsi que l'impact de la dispersion sur certains traits d'histoire de vie.

10.4 Hétérogénéité individuelle et comportement

L'hétérogénéité individuelle joue un rôle dans la réponse des populations aux changements globaux. Plusieurs études montrent une sensibilité accrue de certains individus aux fluctuations de l'environnement.

Ces caractéristiques peuvent être l'âge, l'expérience de reproduction ou le statut reproducteur. Existe-t-il des traits comportementaux liés à ces caractéristiques qui permettent de mieux comprendre comment les fluctuations environnementales affectent les populations ? Par exemple, chez le cormoran huppé, les jeunes individus compensent leurs mauvaises performances de pêche par rapport aux adultes par un allongement de la durée de pêche. En hiver, lorsque la durée du jour est courte, cette stratégie conduit à une diminution de la condition corporelle des jeunes et à une augmentation de leur mortalité (Daunt et al. 2007). Les développements récents des appareils permettant de mesurer le déplacement des animaux à grande échelle et sur des périodes de temps relativement longues (plusieurs mois voir plusieurs années) permettent maintenant d'envisager d'étudier explicitement les liens entre plusieurs caractéristiques comportementales (activités d'alimentation, vitesse et fréquence des déplacements…), individuelles (sexe, âge, expérience de reproduction…) et démographiques, ainsi que l'influence de la variabilité interannuelle du climat sur ces relations. Il faut envisager des études comportementales longitudinales sur de nombreux individus au sein des populations en complément des études traditionnelles de capture recapture.

10.5 Relations prédateurs-proies

S'il apparaît maintenant clair que les facteurs climatiques et biologiques fournissent les bases mécanistiques nécessaires à la compréhension de la fluctuation des populations dans l'espace et le temps, les interactions biologiques (compétition entre les individus, relations prédateurs-proies) sont nombreuses (Begon et al. 2002) et ont souvent été négligées. Néanmoins, les changements globaux peuvent potentiellement affecter ces interactions et donc les populations (Forchhammer et al. 2008). Parmi ces interactions, l'étude de la réaction de systèmes prédateurs-proies dans l'Océan Austral face aux changements climatiques reste à développer. Deux systèmes prédateurs-proies offrent des perspectives intéressantes dans les Terres Australes et Antarctiques Françaises. A Kerguelen, sur certains sites le skua subantarctique s'alimente quasi exclusivement de pétrels pendant la saison de reproduction, et en Terre Adélie le skua de maccormick se nourrit en grande partie d'œufs et de poussins de manchot adélie. J'aimerais donc étudier l'influence du climat sur ces deux systèmes prédateurs-proies. Nous savons déjà que le climat affecte les populations de pétrels et de manchots consommées par ces deux espèces de skuas (Barbraud et Weimerskirch 2003, Nevoux et Barbraud 2005, Jenouvrier et al. 2006) et qu'il existe de la densité dépendance chez les skuas (Lande et al. 2002), mais l'influence de la variabilité climatique et de l'abondance des proies sur la dynamique des populations de skuas reste à ce jour inconnue.

10.6 Développement de suivis à long terme

Depuis plusieurs années je contribue à un programme portant sur la dynamique de population et la conservation de la cigogne blanche *Ciconia ciconia* en Charente-Maritime. Ce programme a été initié et poursuivit bénévolement par mon père en 1978 et chaque année de nombreux individus sont bagués, identifiés et leur statut reproducteur est déterminé. Ceci constitue une base de données particulièrement intéressante, la population ayant été suivie depuis son installation (le premier couple reproducteur s'est installé en 1978) et est toujours en phase de croissance. C'est dans le cadre de ce programme qu'une partie de la thèse de Marie Nevoux s'est déroulée et que le Master d'Alexandre Martin, portant sur la sénescence reproductive et démographique, s'est effectué (Martin 2008). Ce programme a maintenant pour objectif

d'estimer l'impact des changements climatiques et des changements d'usage sur la dynamique de cette population. J'ai développé des collaborations sur ce thème (Saether et al. 2006) et à partir de 2010, je dirigerais une thèse portant exclusivement sur cette thématique. J'utiliserais également les données issues de ce suivi démographique dans le cadre de certains axes de recherche décrits ci-dessus.

Depuis 2004, en collaboration avec la réserve naturelle de Séné gérée par l'association Bretagne Vivante, j'ai mis en place un suivi démographique du cormoran huppé dans l'archipel des îles Houat et Hoëdic en Bretagne. Un des objectifs de ce programme est de tester si le cormoran huppé peut être utilisé comme un indicateur fiable de l'environnement océanographique côtier. Actuellement un suivi par capture marquage recapture et des dénombrements annuels sont effectués. Ces données seront ensuite mis en parallèle à des données océanographiques comme cela a été effectué pour les prédateurs marins de l'Océan Austral, mais également avec des données halieutiques, plusieurs espèces proies du cormoran huppé étant capturées par les pêcheries ou échantillonnées à proximité des sites de reproduction. Les données issues de ce programme seront également utilisées pour aborder certains axes de recherche que j'ai développé ci-dessus, en particulier la dispersion car ce suivi intégre plusieurs colonies situées sur plusieurs îles de l'archipel et sera très certainement élargit à d'autres sites de reproduction plus distants.

A travers plusieurs collaborations (Université de La Rochelle, EPHE) j'ai également contribué à des études sur l'estimation de l'abondance de populations. Ma contribution consistait essentiellement à adapter et à mettre en application des protocoles et méthodes d'échantillonnage ainsi qu'à l'analyse statistique des données collectées. Ceci a concerné les phoques gris *Halichoerus grypus* en Bretagne (Gerondeau et al. 2007), l'outarde houbara *Chlamydotis macqueenii* en Péninsule arabe (Noir 2006), et plusieurs espèces dans les Terres Australes et Antarctiques Françaises (Barbraud et Delord 2006, Marteau 2007, Barbraud et al. 2009). A l'avenir je continuerais à m'investir dans de telles collaborations dans les TAAF et sur d'autres sites. Enfin, j'ai toujours des collaborations avec la Station Biologique de la Tour du Valat et ai codirigé un Master (Souchay 2008) dont l'objectif était de déterminer les survies sexe et âge spécifiques chez le flamant rose *Phoenicopterus ruber roseus* à partir d'individus bagués et dont le sexe a été déterminé peu après la naissance.

Références citées

Adamson, DA, Whetton, P & Selkirk, PM. 1988. An analysis of air temperature records for Macquarie Island : decadal warming, ENSO cooling and southern hemisphere circulation patterns. Papers and Proceedings of the Royal Society of Tasmania 122: 107-112.

Aebischer, N, Coulson, J & Colebrook, J. 1990. Parallel long-term trends across four marine trophic levels and weather. Nature 347: 753-755.

Ainley, DG & LeResche, RE. 1973. The effects of weather and ice conditions on breeding Adélie penguins. Condor 75: 235-255.

Ainley, DG & Jacobs, SS. 1981. Affinity of seabirds for ocean and ice boundaries in the Antarctic. Deep-Sea Research 28A: 1173-1185.

Ainley, DG, Wilson, PR, Barton, KJ, Ballard, G, Nur, N & Karl, B. 1998. Diet and foraging effort of Adélie penguins in relation to pack-ice conditions in the southern Ross Sea. Polar Biology 20: 311-319.

Ainley, DG, Clarke, ED, Arrigo, K, Fraser, WR, Kato, A, Barton, KJ & Wilson, PR. 2005. Decadal-scale changes in the climate and biota of the Pacific sector of the Southern Ocean, 1950s to the 1990s. Antarctic Science 17: 171-182.

Ainley, DG, Hobson, KA, Crosta, X, Rau, GH, Wassenaar, LI & Augustinus, PC. 2006. Holocene variation in the Antarctic coastal food web: linking delta D and delta ^{13}C in snow petrel diet and marine sediments. Marine Ecology Progress Series 306: 31-40.

Ainley, DG & Blight, LK. 2008. Ecological repercussions of historical fish extraction from the Southern Ocean. Fish and Fisheries 9: 1-26.

Alheit, J. 2009. Consequences of regime shifts for marine food webs. International Journal of Earth Sciences 98: 261-268.

Alley, RB, Marotzke, J, Nordhaus, WD, Overpeck, JT, Peteet, DM, Pielke Jr., RA, Pierrehumbert, RT, Rhines, PB, Stocker, TF, Talley, LD & Wallace, JM. 2003. Abrupt climate change. Science 299 : 2005-2010.

Alory, G, Wijffels, S & Meyers, G. 2007. Observed temperature trends in the Indian Ocean over 1960-1999 and associated mechanisms. Geophysical Research Letters 34: doi:10.1029/2006GL028044.

Altwegg, R, Roulin , A, Kestenholz, M & jenni, L. 2006. Demographic effects of extreme winter weather on the barn owl. Oecologia 149: 44-51.

Altwegg, R, Schaub, M & Roulin, A. 2007. Age-specific fitness components and their temporal variation in the Barn Owl. American Naturalist 169: 47-61.

Alvarez, LW, Alvarez, W, Asaro, F & Michel HV. 1980. Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. Science 208: 1095-1108.

Ancel, A, Kooyman, GL, Ponganis, PJ, Gendner, JP, Lignon, J, Mestre, X, Huin, N, Thorson, PH, Robisson, P & Le Maho, Y. 1992. Emperor penguins foraging behaviour as a resource detector in winter and summer. Nature 360: 336-339.

Arblaster, JM & Meehl, GA. 2006. Contributions of external forcings to Southern Annular Mode trends. Journal of Climate 19: 2896-2905.

Arnold, JM, Brault, S & Croxall, JP. 2006. Albatross populations in peril: a population trajectory for black-browed albatrosses at South Georgia. Ecological Applications 16: 419-432.

Baker, GB, Gales, R, Hamilton, S & Wilkinson, V. 2002. Albatrosses and petrels in Australia: a review of their conservation and management. Emu 102: 71-97.

Baker, GB & Wise, BS. 2005. The impact of pelagic longline fishing on the flesh-footed shearwater *Puffinus carneipes* in Eastern Australia. Biological Conservation 126: 306-316.

Baker, GB, Double, MC, Gales, R, Tuck, Gn, Abbott, Cl, Ryand, PG, Petersen, SL, Robertson, CJR & Alderman, R. 2007. A global assessment of the impact of fisheries-related mortality on shy and white-capped albatrosses: conservation implications. Biological Conservation 137: 319-333.

Barbraud, C, Weimerskirch, H, Guinet, C & Jouventin, P. 2000. Effect of sea-ice extent on adult survival of an Antarctic top predator: the snow petrel *Pagodroma nivea*. Oecologia 125: 483-488.

Barbraud, C & Weimerskirch, H. 2001. Emperor penguins and climate change. Nature 411 : 183-186.

Barbraud, C & Weimerskirch, H. 2003. Climate and density shape population dynamics of a marine top predator. Proceedings of the Royal Society B 270: 2111-2116.

Barbraud, C & Weimerskirch, H. 2005. Environmental conditions and breeding experience affect costs of reproduction in blue petrels. Ecology 86: 682-692.

Barbraud, C & Weimerskirch, H. 2006. Antarctic birds breed later in response to climate change. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 103: 6248-6251.

Barbraud, C, Delord, K, Marteau, C & Weimerskirch, H. 2006. Evaluation de l'impact des pêcheries sur les populations de pétrels à menton blanc et de pétrels gris aux îles Crozet et Kerguelen. Rapport CEBC-CNRS, 91p.

Barbraud, C, Marteau, C, Ridoux, V, Delord, K & Weimerskirch, H. 2008. Demographic response of a population of white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* to climate and longline fishery bycatch. Journal of Applied Ecology 45: 1460-1467.

Bard, E. 2003. Evolution du climat et de l'océan. Collège de France / Fayard.

Barlow, KE, Boyd, IL, Croxall, JP, Reid, K, Staniland, IJ & Brierley, AS. 2002. Are penguins and seals in competition for Antarctic krill at South Georgia ? Marine Biology 140: 205-213.

Barnosky, AD, Koch, PL, Feranec, RS, Wing, SL & Shabel, AB. 2004. Assessing the causes of Late Pleistocene extinctions on the continents. Science 306: 70-75.

Beaugrand, G, Reid, PC, Ibanez, F, Lindley, JA & Edwards, M. 2002. Reorganization of North Atlantic marine copepod biodiversity and climate. Science 296: 1692-1694.

Beaumont, LJ & Hughes, L. 2002. Potential changes in the distribution of latitudinally restricted Australian butterfly species in response to climate change. Global Change Biology 8: 954-971.

Beauplet, G, Barbraud, C, Chambellant, M & Guinet, C. 2005. Interannual variation in the post-weaning and juvenile survival of subantarctic fur seals: influence of pup sex, growth rate, and oceanographic conditions. Journal of Animal Ecology 74: 1160-1172.

Beauplet, G, Barbraud, C, Dabin, W, Kussener, C & Guinet, C. 2006. Age-specific survival and reproductive performances in fur seals: evidence of senescence and individual quality. Oikos 112: 430-441.

Beebee, TJC. 1995. Amphibian breeding and climate. Nature 374: 219-220.

Begon, M, Harper, JL & Townsend, CR. 2002. Ecology: Individuals, Populations and Communities. 4th edition. Blackwell Science, Oxford.

Bennett, PM & Owens, IPF. 2002. Evolutionary ecology of birds. Oxford University Press.

Benton, TG & Grant, A. 1999. Optimal reproductive effort in stochastic, density-dependent environments. Evolution 53: 677-688.

Berman, M, Gaillard, J-M & Weimerskirch, H. 2009. Contrasted patterns of age-specific reproduction in long-lived seabirds. Proceedings of the Royal Society B 276: 375-382.

Berteaux, D, Réale, D, McAdam, AG & Boutin, S. 2004. Keeping pace with fast climate change : can Arctic life count on evolutino ? Integrative and Comparative Biology 44: 140-151.

Berteaux, D. Humphries, MM, Krebs, CJ, Lima, M, McAdam, AG, Pettorelli, N, Réale, D, Saitoh, T, Tkadlec, E, Weladji, RB & Stenseth, NChr. 2006. Constraints to projecting the effects of climate change on mammals. Climate Research 32: 151-158.

Bertram, DF, Harfenist, A & Smith BD. 2005. Ocean climate and El Niño impacts on survival of Cassin's Auklets from upwelling and downwelling domains of British Columbia. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science 62: 2841-2853.

Best, PB & Schell, DM. 1996. Stable isotopes in southern right whale (*Eubalaena australis*) baleen as indicators of seasonal movements, feeding and growth. Marine Biology 124: 483-494.

Betts, RA. 2005. Integrated approaches to climate-crop modelling; Needs and challenges. Philosophical Transactions of the Royal Society B 360: 2049-2065.

Biuw, M, Boehmel, L, Guinet, C, Hindell, M, Costa, D, Charrassin, J-B, Roquet, F, Bailleul, F, Meredith, M, Thorpe, S, Tremblay, Y, McDonald, B, Park, Y-H, Rintoul, S, Bindoff, N, Goebel, M, Crocker, D, Lovell, P, Nicholson, J, Monks, F & Fedak, M. 2007. Variations in behaviour and condition of a Southern Ocean top predator in relation to *in situ* oceanographic conditions. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 104: 13705-13710.

Böhning-Gaese, K & Lemoine, N. 2004. Importance of climate change for the ranges, communities and conservation of birds. Advances in Ecological Research 35: 211-233.

Both, C, Bouwhuis, S, Lessells, CM & Visser, ME. 2006. Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. Nature 441: 81-83.

Botkin, DB, Saxe, H, Araújo, MB, Betts, R, Bradshaw, RHW, Cedhagen, T, Chesson, P, Dawson, TP, Etterson, JR, Faith, DP, Ferrier, S, Guisan, A, Skjoldborg Hansen, A, Hilbert, DW, Loehle, C, Margules, C, New, M, Sobel, MJ & Stockwell, DRB. 2007. Forecasting the effects of global warming on biodiversity. BioScience 57: 227-236.

Boyd, IL & Murray, AW. 2001. Monitoring a marine ecosystem using responses of upper trophic level predators. Journal of Animal ecology 70: 747-760.

Bradley, NL, Leopold, AC, Ross, J & Wellington, H. 1999. Phenological changes reflect climate change in Wisconsin. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 96: 9701-9704.

Bradshaw, WE & Holzapfel, CM. 2006. Evolutionary response to rapid climate change. Science 312: 1477-1478.

Bregnballe, T & Frederiksen, M. 2006. Net-entrapment of great cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* in relation to individual age and population size. Wildlife Biology 12: 143-150.

Bried, J, Pontier, D & Jouventin, P. 2003. Mate fidelity in monogamous birds: a re-examination of the Procellariiformes. Animal Behaviour 65: 235-246.

Brierley, AS, Fernandes, PG, Brandon, MA, Armstromg, F, Millard, NW, McPhail, SD, Stevenson, P, Pebody, M, Perett, J, Squires, M, Bone, DG & Griffiths, G. 2002. Antarctic krill under sea ice: elevated abundance in a narrow band just south of ice edge. Science 295: 1890-1892.

Brook, BW, Sodhi, NS & Bradshaw CJA. 2008. Synergies among extinction drivers under global change. Trends in Ecology and Evolution 23: 453-460.

Brothers, N. 1991. Albatross mortality and associated bait loss in the Japanese longline fishery in the Southern Ocean. Biological Conservation 55: 255-268.

Brothers, N, Cooper, J & lokkeborg, S. 1999. The incidental catch of seabirds by longline fisheries: worldwide review and technical guidelines for mitigation. FAO Fisheries Circular 937: pp. 100.

Brücker, G. 2005. Vulnerable populations: lessons learnt from the summer 2003 heat waves in Europe. Eurosurveillance 10: 147.

Budd, GM. 2000. Changes in Heard Island glaciers, king penguins and fur seals since 1947. Papers and Proceedings of the Royal Society of Tasmania 133: 47-60.

Bumpus, HC. 1899. The elimination of the unfit as illustrated by the introduced sparrow, *Passer domesticus*. In: Biological Lectures Delivered at the Marine Biological Laboratory of Wood's Holl, 1896-97, pp. 209-226. Ginn & Co, Boston.

Burckle, LH & Cirilli, J. 1987. Origin of diatom ooze belt in the Southern Ocean – implications for late Quarternary paleoceanography. Micropaleontology 33: 82-86.

Burg, TM, Lomax, J, Almond, R, Brooke, MD & Amos, W. 2003. Unravelling dispersal patterns in an expanding population of a highly mobile seabird, the northern fulmar (*Fulmarus glacialis*). Proceedings of the Royal Society B 270: 979-984.

Burger, AE & Piatt, JF. 1990. Flexible time budgets in breeding common murres : buffers againts variable prey abundance. Studies in Avian Biology 14: 71-83.

Burroughs, WJ. 2005. Climate change in prehistory; the end of the reign of chaos. Cambridge University Press.

Byrd, GV, Sydeman, WJ, Renner, HM & Minobe, S. 2008. Responses of piscivorous seabirds at the Pribilof Islands to ocean climate. Deep-Sea Research II 55: 1856-1867.

Cairns, DK. 1984. Seabirds as indicators of marine food supplies. Biological Conservation 5: 261-271.

Cam, E & Monnat, J-Y. 2000. Apparent inferiority of first-time breeders in the kittiwake: the role of heterogeneity among age class. Journal of Animal Ecology 69: 380-394.

Cam, E, Monnat, J-Y & Hines, JE. 2003. Long-term fitness consequences of early conditions in the kittiwake. Journal of Animal Ecology 72: 411-424.

Cam, E, Oro, D, Pradel, R & Jimenez, J. 2004. Assessment of hypotheses about dispersal in a long-lived seabird using multistate capture-recapture data. Journal of Animal Ecology 73: 723-736.

Capdeville, D. 1996. Impact of marine mammals on the longline fishery around the Kerguelen Islands (Division 58.5.1) during the 1995/1996 cruise. CCAMLR Science 4: 171-174.

Caswell, H. 2001. Matrix Population Models. 2nd edition. Sinauer Associates.

Catard, A, Weimerskirch, H & Cherel, Y. 2000. Exploitation of distant Antarctic waters and close shelf-break waters by white-chinned petrels rearing chicks. Marine Ecology Progress Series 194: 249-261.

Caughley, G. 1994. Directions in conservation biology. Journal of Animal Ecology 63: 215-244.

Chambers, LE. 2004. The impact of climate on Little Penguin breeding success. Bureau of Meteorology Research Center Research Report N°100, Melbourne, A ustralia.

Chan, K-S, Mysterud, A, Øritsland, NA, Severinsen, T & Stenseth, NC. 2005. Continuous and discrete extreme climatic events affecting the dynamics of a high-arctic reindeer population. Oecologia 145: 556-563.

Charlesworth, B. 1994. Evolution in age strcutured populations. Cambridge University Press.

Charmantier, A, McCleery, RH, Cole, LR, Perrins, C, Kruuk, LEB & Sheldon, BC. 2008. Adaptive phenotypic plasticity in response to climate change in a wild bird population. Science 320: 800-803.

Chastel, O, Weimerskirch, H & Jouventin, P. 1993. High annual variability in reproductive success and survival of an antarctic seabird, the snow petrel *Pagodroma nivea*: a 27-year study. Oecologia 94: 278-285.

Chastel, O, Weimerskirch, H & Jouventin, P. 1995. Body condition and seabird reproductive performance: a study of three petrel species. Ecology 76: 2240-2246.

Cherel, Y. 2008. Isotopic niches of emperor and Adélie penguins in Adélie Land, Antarctica. Marine Biology 154: 813-821.

Cherel, Y, Weimerskirch, H & Duhamel, G. 1996. Interactions between longline vessels and seabirds in Kerguelen waters and a method to reduce seabird mortality. Biological Conservation 75: 63-70.

Cherel, ,Y, Weimerskirch, H & Trouvé, C. 2000. Food and feeding ecology of the neritic-slope forager black-browed albatross and its relationships with commercial fisheries in Kerguelen waters. Marine Ecology Progress Series 207: 183-199.

Cherel, Y, Bocher, P, De Broyer, C & Hobson, KA. 2002a. Food and feeding ecology of the sympatric thin-billed *Pachyptila belcheri* and Antarctic *P. desolata* prions at Iles Kerguelen, Southern Indian Ocean. Marine Ecology Progress Series 228: 263-281.

Cherel, Y, Bocher, P, Trouvé, C & Weimerskirch, H. 2002b. Diet and feeding ecology of blue petrels *Halobaena caerulea* at Iles Kerguelen, Southern Indian Ocean. Marine Ecology Progress Series 228: 283-299.

Cherel, Y, Weimerskirch, H & Trouvé, C. 2002c. Dietary evidence for spatial foraging segregation in sympatric albatrosses (*Diomedea* spp.) rearing chicks at Iles Nuageuses, Kerguelen. Marine Biology 141: 1117-1129.

Cherel, Y, Phillips, RA, Hobson, KA & McGill, R. 2006. Stable isotope evidence of diverse species-specific and individual wintering strategies in seabirds. Biology Letters 2: 301-303.

Cherel, Y & Hobson, KA. 2007. Geographical variaiton in carbon stable isotope signatures of marine predators: a tool to investigate their foraging areas in the Southern Ocean. Marine Ecology Progress Series 329: 281-287.

Cherel, Y, Ducatez, S, Fontaine, C, Richard, P & Guinet, C. 2008. Stable isotopes reveal the trophic position and mesopelagic fish diet of female southern elephant seals breeding on the Kerguelen Islands. Marine Ecology Progress Series 370: 239-247.

Chuine, I & Beaubien, EG. 2001. Phenology is a major determinant of tree species range. Ecology Letters 4: 500-510.

Clarke, A. 1985. Food webs and interactions: an overview of the Antarctic system. In: Antarctica, Bonner, WN & Walton, DWH (Eds.). Oermagon Press Ltd, Oxford, UK, p. 381.

Clarke, A. 1988. Seasonality in the Antarctic marine environment. Comparative Biochemistry and Physiology 90B: 461-473.

Clarke, A & Leakey, RJG. 1996. The seasonal cycle of phytoplankton, macronutrients, and the microbial community in a neashore Antarctic marine ecosystem. Limnology and Oceanography 41: 1281-1294.

Clobert, J, Lebreton, J-D, Allaine, D & Gaillard, J-M. 1994. The estimation of age-specific breeding probabilities from recapture or resightings in vertebrate populations. II. Longitudinal models. Biometrics 50: 375-387.

Clobert, J, Le Gaillard, J-F, Cote, J, Meylan, S & Massot, M. 2009. Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. Ecology Letters 12: 197-209.

Connan, M, Mayzaud, P, trouvé, C, Barbraud, C & Cherel, Y. 2008. Interannual dietary changes and demographic consequences in breeding blue petrels from Kerguelen Islands. Marine Ecology Progress Series 373: 123-135.

Connell, J. 1978. Diversity in tropical rainforest and coral reefs. Science 199: 1302-1310.

Connolley, WM. 2002. Long-term variation of the Antarctic Circumpolar Wave. Journal of Geophysical Research Oceans 108: C4.

Cooch, EG & Ricklefs, RE. 1994. Do variable environments significantly influence optimal reproductive effort in birds? Oikos 69: 447-459.

Cormack, RM. 1964. Estimates of survival from the sighting of marked animals. Biometrika 51: 429-438.

Coulson, T, Catchpole, EA, Albon, SD, Morgan, BJT, Pemberton, JM, Clutton-Brock, TH, Crawley, MJ & Grenfell, BT. 2001. Age, sex, density, winter weather, and population crashes in Soay sheep. Science 292: 1528-1531.

Cramer, W, Bondeau, A, Woodward, FI, Prentice, C, Betts, RA, Brovkin, V, Cox, PM, Fisher, V, Foley, JA, Friend, AD, Kucharik, C, Lomas, MR, Ramankutty, N, Sitch, S, Smith, B, White, A & Young-Molling C. 2001. Global response of terrestrial ecosystem structure and function to CO_2 and climate change: results from six dynamic global vegetation models. Global Change Biology 7: 357-374.

Crespin, L, Harris, MP, Lebreton, J-D, Frederiksen, M & Wanless, S. 2006. Recruitment to a seabird population depends on environmental factors and on population size. Journal of Animal Ecology 75: 228-238.

Crick, HQ, Dudley, C & Glue, DE. 1997. UK birds are laying eggs earlier. Nature 388: 526.

Crowley, TJ. 1998. Significance of tectonic boundary conditions for paleoclimate simulations. In: Crowley, TJ, Burke, KC (Eds.), Tectonic boundary conditions for climate reconstruction. Oxford University Press, pp. 3-17.

Croxall, JP, McCann, TS, Prince, PA & Rothery, P. 1988. Reprodutive performance of seabirds and seals at South Georgia and Signy Island, South Orkney Islands, 1976-1987: implications for Southern Ocean monitoring studies. In: Sahrhage, D (Ed.). Antarctic Ocean Resource Variability. Springer-Verlag, Berlin, pp. 261-285.

Croxall, JP & Nicol, S. 2004. Management of Southern Ocean fisheries: global forces and future sustainability. Antarctic Science 16: 569-584.

Croxall, JP, Rivera, K & Moreno, CA. 2007. Seabird bycatch mitigation: the Southern Ocean (CCAMLR) experience. In: Bycatch reduction in the world's fisheries, Kennelly, SJ (Ed.). Springer-Verlag, Berlin, pp. 271-281.

Crutzen, PJ. 2002. Geology of Mankind - The Anthropocene. Nature 415: 23.

Cunningham, WI, Leventer, A, Andrews, JT, Jennings, AE & Licht, KJ. 1999. Late Pleistocene-Holocene marine conditions in the Ross Sea, Antarctica: evidence from the diatom record. Holocene 9: 129-139.

Curran, MAJ, van Ommen, TD, Morgan, VI, Phillips, KL & Palmer, AS. 2003. Ice core evidence for Antarctic sea ice decline since the 1950s. Science 302: 1203-1206.

Cuthbert, R, Ryan, PG, Cooper, J & Hilton, G. 2003. Demography and population trends of the Atlantic yellow-nosed albatross. Condor 105: 439-452.

Daunt, F, Afanasyev, V, Adam, A, Croxall, JP & Wanless, S. 2007. From cradle to early grave: juvenile mortality in European shags *Phalocrocorax aristotelis* results from inadequate development of foraging proficiency. Biology Letters 3: 371-374.

de la Mare, W. 2009. Changes in Antarctic sea-ice extent from direct historical observations and whaling records. Climatic Change 92: 461-493.

de la Mare, W. 1997. Abrupt mid-twentieth century decline in Antarctic sea-ice extent from whaling records. Nature 389: 57-60.

de Little, SC, Bradshaw, CJA, McMahon, CR & Hindell, MA. 2007. Complex interplay between intrinsic and extrinsic drivers of long-term survival trends in southern elephant seals. BMC Ecology 7:3 doi:10.1186/1472-6785-7-3.

Delord, K, Barbraud, C & Weimerskirch, H. 2004. Long-term trends in the population size of king penguins at Crozet archipelago: environmental variability and density dependence? Polar Biology 27: 793-800.

Delord, K, Gasco, N, Weimerskirch, H, Barbraud, C & Micol, T. 2005. Seabird mortality in the patagonian toothfish fishery around Crozet and Kerguelen islands, 2001-2003. CCAMLR Science 12: 53-80.

Delord, K, Besson, D, Barbraud, C & Weimerskirch, H. 2008. Population trends in a community of large Procellariiforms of Indian Ocean: potential effects of environment and fisheries interactions. Biological Conservation 141: 1840-1856.

Diamond, AW & Devlin, CM. 2003. Seabirds as indicators of changes in marine ecosystems: ecological monitoring on Machias Seal Island. Environmental Monitoring and Assessment 8: 153-175.

Dillingham, PW & Fletcher, D. 2008. Estimating the ability of birds to sustain additional human-caused mortalities using a simple decision rule and allometric relationships. Biological Conservation 141: 1783-1792.

Drent, RH & Daan, S. 1980. The prudent parent: energetic adjustements in avian breeding. Ardea 68: 225-252.

Dunton, KH. 2001. δ^{15}N and δ^{13}C measurements of Antarctic Peninsula fauna: trophic relationships and assimilation of benthic seaweeds. American Zoologist 41: 99-112.

Durant, JM, Anker-Nilssen, T & Stenseth, NC. 2003. Trophic interactions under climate fluctuations: the Atlantic puffin as an example. Proceedings of the Royal Society B 270: 1461-1466.

Durant, JM, Hjermann, DO, Ottersen, G & Stenseth, NC. 2007. Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. Climate Research 33: 271-283

Ehrlen, J. 2003. Fitness components *versus* total demographic effects: evaluating herbivore impacts on a perennial herb. American Naturalist 162: 796-810.

Einoder, LD. 2009. A review of the use of seabirds as indicators in fisheries and ecosystem management. Fisheries Research 95: 6-13.

Ellis, EC & Ramankutty, N. 2008. Putting people in the map: anthropogenic biomes of the world. Frontiers in Ecology and the Environment 6: 439-447.

Emmerson, L & Southwell, C. 2008. Sea ice cover and its influence on Adélie penguin reproductive performance. Ecology 89: 2096-2102.

Emslie, SD, Fraser, W, Smith, RC & Walker, W. 1998. Abandonned penguin colonies and environmental change in the Palmer Station area, Anvers Islands, Antarctic Peninsula. Antarctic Science 10: 257-268.

Emslie, SD & Whoehler, EJ. 2005. A 9000-year record of Adélie penguin occupation and diet in the Windmill Islands, East Antarctica. Antarctic Science 17: 57-66.

Emslie, SD & Patterson, WP. 2007. Abrupt recent shift in δ^{13}C and δ^{15}N values in Adélie penguin eggshell in Antarctica. Proceedings of the National Academy of Science USA 104: 11666-11669.

Emslie, SD, Coats, L & Licht, K. 2007. A 45,000 yr record of Adélie penguins and climate change in the Ross Sea, Antarctica. Geology 35: 61-64.

Erikstad, KE, Fauchald, P, Tveraa, T & Steen, H. 1998. On the cost of reproduction in long-lived birds: the influence of environmental variability. Ecology 79: 1781-1788.

Erwin, DH. 2006. Extinction: how life nearly died 250 million years ago. Princeton University Press.

Estes, JA, Tinker, MT, Williams, TM & Doak, DF. 1998. Killer whale predation on sea otters linking oceanic and neashort ecosystems. Science 282: 473-476.

Everson, I. 1977. The living resources of the Southern Ocean. FAO, Rome, Italy.

Everson, I. 2000. Role of krill in marine food webs: the Southern Ocean. In: Krill: biology, ecology and fisheries, Everson, I (Ed.). Blackwell Science, Oxford, pp. 194-201.

Farman, JC, Gardiner, BG & Shanklin, JD. 1985. Large losses of total ozone in Antarctica reveal seasonal CLOX/NOX interaction. Nature 315: 207-210.

Forcada, J, Trathan, PN, Reid, K & Murphy, EJ. 2005. The effects of global climate variability in pup production of Antarctic fur seals. Ecology 86: 2408-2417.

Forcada, J, Trathan, PN, Reid, K, Murphy, EJ & Croxall, JP. 2006. Contrasting population changes in sympatric penguin species in association with climate warming. Global Change Biology 12: 411-423.

Forchhammer, MC, Schmidt, NM, Høye, TT, Berg, TB, Hendrichsen, DK & Post, E. 2008. Population dynamical responses to climate change. Advances in Ecological Research 40: 391-416.

Ford, EB. 1945. Butterflies. Collins, London.

Fowley, JA, DeFries, R, Asner, GP, Barford, C, Bonan, G, Carpenter, SR, Chapin, FS, Coe, MT, Daily, GC, Gibbs, HK, Helkowski, JH, Holloway, T, Howard, EA, Kucharik, CJ, Monfreda, C, Patz, JA, Prentice, IC, Ramankutty, N & Snyder, PK. 2005. Global consequences of land use. Science 309: 570-574.

Fraser, WR, Ainley, DG, Trivelpiece, WZ & Trivelpiece, SG. 1992. Increases in Antarctic penguin populations: reduced competition with whales or a loss of sea ice due to environmental warming? Polar Biology 11: 525-531.

Frederiksen, M & Petersen, A. 2000. The importance of natal dispersal in a colonial seabird, the Black Guillemot *Cepphus grylle*. Ibis 142: 48-57.

Frederiksen, M, Wanless, S, Harris, MP, Rothery, P & Wilson, LJ. 2004a. The role of industrial fisheries and oceanographic change in the decline of North Sea black-legged kittiwake. Journal of Applied Ecology 41: 1129-1139.

Frederiksen, M, Harris, MP, Daunt, F, Rothery, P & Wanless, S. 2004b. Scale-dependent climate signals drive breeding phenology of three seabird species. Global Change Biology 10: 1214-1221.

Frederiksen, M, Edwards, M, Richardson, AJ, Halliday, NC & Wanless, S. 2006. From plankton to top predators: bottom-up control of marine food web across four trophic levels. Journal of Animal Ecology 75: 1259-1268.

Frederiksen, M, Mavor, RA & Wanless, S. 2007. Seabirds as environmental indicators : the advantages of combining datasets. Marine Ecology Progress Series 352: 205-211.

Frederiksen, M, Daunt, F, Harris, MP & Wanless, S. 2008. The demographic impact of extreme events: stochastic weather drives survival and population dynamics in a long-lived seabird. Journal of Animal Ecology 77: 1020-1029.

Frenot, Y, Gloaguen, J-C, Van de Vijver, B & Beyens, L. 1997. Datation de quelques sédiments tourbeux holocènes et oscillations glaciaires aux îles Kerguelen. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences 320 : 567-573.

Furness, RW & Ainley, DG. 1984. Threat to seabird populations presented by commercial fisheries. ICBP, Cambridge, UK.

Gadgil, M & Bossert, WH. 1970. Life historical consequences of natural selection. American Naturalist 104: 1-24.

Gaillard, J-M, Boutin, J-M, Delorme, D, Van Laere, G, Duncan, P & Lebreton, J-D. 1997. Early survival in roe deer: causes and consequences of cohort variation in two contrasted populations. Oecologia 112: 502-513.

Gaillard, JM, Festa-Bianchet, M, Yoccoz, NG, Loison, A & Toigo, C. 2000. Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. Annual Review of Ecology and Systematics 31: 367-393.

Gaillard, JM & Yoccoz, NG. 2003. Temporal variation in survival of mammals: a case of environmental canalization? Ecology 84: 3294-3306.

Gales, R, Brothers, N & Reid, T. 1998. Seabird mortality in the Japanese tuna longline fishery around Australia, 1988-1995. Biological Conservation 86: 37-56.

Garthe, S, Camphuysen, CJ & Furness, RW. 1996. Amounts of discards by commercial fisheries and their significance as food for seabirds in the North Sea. Marine Ecology Progress Series 136: 1-11.

Gaston, AJ, Gilchrist, G & Mallory, ML. 2005a. Variation in ice conditions has strong effects on the breeding of marine birds at Prince Leopold Island, Nunavut. Ecography 28: 331-344.

Gaston, AJ, Gilchrist, HG & Hipfner, JM. 2005b. Climate change, ice conditions and reproduction in Arctic nesting marine birds: Brunnich's guillemot (*Uria lomvia* L.). Journal of Animal Ecology 74: 832-841.

Gerondeau, M, Barbraud, C, Ridoux, V & Vincent, C. 2007. Abundance estimate and seasonal patterns of grey seal (*Halichoerus grypus*) occurrence in Brittany, France, as assessed by photo-identification and capture-mark-recapture. Journal of Marine Biological Association of United kingdom 87: 365-372.

Gibbs, JP & Breisch, AR. 2001. Climate warming and calling phenology of frogs near Ithaca, New York, 1900-1999. Conservation Biology 15: 1175-1178.

Gille, ST. 2002. Warming of the southern ocean since the 1950s. Science 295: 1275-1277.

Gimenez, O & Barbraud, C. 2009. The efficient semiparametric regression modeling of capture-recapture data: assessing the impact of climate on survival of two Antarctic seabird species. In: Modeling demographic processes in marked populations, Thomson, DL, Cooch, Eg & Conroy, MJ (Eds.). Springer, pp. 43-58.

Green, DJ & Cockburn, A. 2001. Post-fledging care, philopatry and recruitment in brown thornbills. Journal of Animal Ecology 70: 505-514.

Greig, SA, Coulson, JC & Monaghan, P. 1983. Age-related differences in foraging success in the Herring Gull (*Larus argentatus*). Animal Behaviour 31: 1237-1243.

Grémillet, D, Pichegru, L, Kuntz, G, Woakes, AG, Wilkinson, S, Crawford, RJM & Ryan, PG. 2008. A junk-food hypothesis for gannets feeding on fishery waste. Proceedings of the Royal Society B 275: 1149-1156.

Grosbois, V & Thompson, PM. 2005. North Atlantic climate variation influences survival in adult fulmars. Oikos 109: 273-290.

Grosbois, V, Gimenez, O, Gaillard, J-M, Pradel, R, Barbraud, C, Clobert, J, Møller, AP & Weimerskirch, H. 2008. Assessing the impact of climate variation on survival in vertebrate populations. Biological Reviews 83: 357-399.

Gudmundson, F. 1951. The effects of the recent climatic changes on the bird life of Iceland. Proceedings of the 10th International Ornithological Congress, Uppsala, pp. 502-512.

Guinet, C, Koudil,M, Bost, C-A, Durbec, J-P, Georges, J-Y, Mouchot, MC & Jouventin, P. 1997. Foraging behavior of satellite-tracked penguins in relation to sea-surface temperatures obtained by satellite telemetry at Crozet Archipelago, a study during three austral summers. Marine Ecology Progress Series 150: 11-20.

Guinet, C, Chastel, O, Koudil, M, Durbec, JP & Jouventin, P. 1998. Effects of warm sea-surface anomalies on the blue petrel at the Kerguelen Islands. Proceedings of the Royal Society B 265: 1001-1006.

Guisan, A & Thuiller, W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. Ecology Letters 8: 993-1009.

Haaris, G. 1964. Climatic changes since 1860 affecting European birds. Weather 19: 70-79.

Hadley, GL. 2006. Recruitment probabilities and reproductive costs for Weddell seals in Erebus Bay, Antarctica. PhD, Montana State University, 143p.

Hadley, GL, Rotella, JJ & Garrott, RA. 2007. Influence of maternal characteristics and oceanographic conditions on survival and recruitment probabilities of Weddell seals. Oikos 116: 601-613.

Hallett, TB, Coulson, T, Pilkington, JG, Clutton-Brock, TH, Pemberton, JM & Grenfell, BT. 2004. Why large-scale climate indices seem to predict ecological processes better than local weather. Nature 430: 71-75.

Hambler, C, Speight, MR, Thomas, JA & Clarke, RT. 2004. Extinction rates and butterflies. Science 305: 1563-1565.

Harding, AMA, Piatt, JF & Hamer, KC. 2003. Breeding ecology of Horned Puffins (*Fratercula corniculata*) in Alaska: annual variation and effects of El Niño. Canadian Journal of Zoology 81: 1004-1013.

Hare, SR & Mantua, NJ. 2000. Empirical evidence for North Pacific regime shifts in 1977 and 1989. Progress in Oceanography 47: 103-145.

Harrington, R, Woiwod, I & Sparks, T. 1999. Climate change and trophic interactions. Trends in Ecology and Evolution 14: 146-150.

Harris, MP, Anker-Nilssen, T, McCleery, RH, Erikstad, KE, Shaw, DN & Grosbois, V. 2005. Effect of wintering area and climate on the survival of adult Atlantic puffins *Fratercula arctica* in the eastern Atlantic. Marine Ecology Progress Series 297: 283-296.

Hays, GC, Richardson, AJ & Robinson, C. 2005. Climate change and marine plankton. Trends in Ecology and Evolution 20: 337-344.

Hays, JD, Imbrie, J & Shackleton, NJ. 1976. Variations in the Earth's Orbit: pacemaker of the ice ages. Science 194: 1121-1132.

Haywood, S & Perrins, CM. 1992. Is clutch size in birds affected by environmental conditions during growth? Proceedings of the Royal Society B 249: 195-197.

Hegerl, GC, Zwiers, FW, Braconnot, P, Gillett, NP, Luo, Y, Marengo Orsini, JA, Nicholls, N, Penner, JE & Stott, PA. 2007. Understanding and attributing climate change. In: Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (Solomon, S, Qin, D, Manning, M, Chen, Z, Marquis, M, Averyt, KB, Tignor, M & Miller, HL, eds.). Cambridge University Press.

Heithaus, MR, Frid, A, Wirsing, AJ & Worm, B. 2007. Predicting ecological consequences of marine top predator declines. Trends in Ecology and Evolution 23: 202-210.

Hemery, G, D'Amico, F, Castege, I, Dupont, B, D'Elbee, J, Lalanne, Y & Mouches, C. 2008. Detecting the impact of oceano-climatic changes on marine ecosystems using a multivariate index: the case of the Bay of Biscay (North Atlantic-European Ocean). Global Change Biology 14: 27-38.

Hempel, G. 1985. On the biology of polar seas, particularly the Southern Ocean. In: Marine biology of polar regions and effects of stress on marine organisms, Gray JS & Christiansen, ME (Eds.). Chichester, UK, pp. 3-33.

Hiller, A, Wand, U, Kämpf, H & Stackebrandt, W. 1988. Occupation of the Antarctic continent by petrels during the past 35000 years: inferences from a ^{14}C study of stomach oil deposits. Polar Biology 9: 69-77.

Hinke, JT, Salwicka, K, Trivelpiece, SG, Watters, GM & Trivelpiece, WZ. 2007. Divergent responses of *Pygoscelis* penguins reveal a common environmental driver. Oecologia 153: 845-855.

Hobson, KA, Piatt, JF & Pitocchelli, J. 1994. Using stable isotopes to determine seabird trophic relationships. Journal of Animal Ecology 63: 786-798.

Hodum, PJ & Hobson, KA. 2000. Trophic relationships among Antarctic fulmarine petrels: insights into dietary overlap and chick provisioning strategies inferred from stable isotope ($\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$) analyses. Marine Ecology Progress Series 198: 273-281.

Hsieh, C-H, Glaser, SM, Lucas, AJ & Sugihara, G. 2005. Distinguishing random environmental fluctuations from ecological catastrophes for the North Pacific Ocean. Nature 435: 336-340.

Hubold, G. 1985. The early life-history of the high Antarctic silverfish, *Pleuragramma antarcticum*. In: Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs, Siegfried, WR, Condy, PR & Laws, RM (Eds.). Springer, Berlin, pp. 445-451.

Hughes, L. 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? Trends in Ecology and Evolution 15: 56-61.

Hulme, PE. 2005. Adapting to climate change: is there scope for ecological management in the face of a global threat? Journal of Applied Ecology 42: 784-794.

Hüppop, O & Hüppop, K. 2003. North Atlantic Oscillation and timing of spring migration in birds. Proceedings of the Royal Society B 270: 233-240.

Hyrenbach, KD & Veit, RR. 2003. Ocean warming and seabird communities of the southern California Current System (1987-98): response at multiple temporal scales. Deep-Sea Research II 50: 2537-2565.

Imhoff, ML, Bounoua, L, Ricketts, T, Loucks, C, Harriss, R & Lawrence, WT. 2004. Global patterns in human consumption of net primary production. Nature 429: 870-873.

Inchausti, P & Weimerskirch, H. 2002. Dispersal and metapopulation dynamics of an oceanic seabird, the wandering albatross, and its consequences for its response to long-line fisheries. Journal of Animal Ecology 71: 765-770.

Inchausti, P, Guinet, C, Koudil, M, Durbec, J-P, Barbraud, C, Weimerskirch, H, Cherel, Y & Jouventin, P. 2003. Inter-annual variability in the breeding performance of seabirds in relation to oceanographic anomalies that affect the Crozet and the Kerguelen sectors of the Southern Ocean. Journal of Avian Biology 34: 170-176.

IUCN. 2007. 2007 IUCN Red List of threatened species.

Jacobs, SS, Giulivi, CF & Mele, PA. 2002. Freshening of the Ross Sea during the late 20th century. Science 297: 386-389.

Jaksic, FM. 2001. Ecological effects of El Niño in terrestrial ecosystems of western South America. Ecography 24: 241-250.

Jansen, E, Overpeck, J, Briffa, KR, Duplessy, J-C, Joos, F, Masson-Delmotte, V, Olago, D, Otto-Bliesner, B, Peltier, WR, Rahmstorf, S, Ramesh, R, Raynaud, D, Rind, D, Solomina, O, Villalba, R & Zhang, D. 2007. Paleoclimate. In: Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to

the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (Solomon, S, Qin, D, Manning, M, Chen, Z, Marquis, M, Averyt, KB, Tignor, M & Miller, HL, eds.). Cambridge University Press.

Jenouvrier, S, Barbraud, C & Weimerskirch, H. 2003. Effects of climate variability on the temporal population dynamics of southern fulmars. Journal of Animal Ecology 72: 576-587.

Jenouvrier, S, Barbraud, C & Weimerskirch, H. 2005. Long-term contrasted responses to climate of two antarctic seabird species. Ecology 86: 2889-2903.

Jenouvrier, S, Barbraud, C & Weimerskirch, H. 2006. Sea ice affects the population dynamics of Adélie penguins in Terre Adélie. Polar Biology 29: 413-423.

Jenouvrier, S, Caswell, H, Barbraud, C, Holland, M, Stroeve, J & Weimerskirch, H. 2009. Demographic models and IPCC climate projections predict the decline of an emperor penguin population. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 106: 1844-1847.

Jiguet, F, Gadot, A-S, Julliard, R, Newson, SE & Couvet, D. 2007a. Climate envelope, life history traits and the resilience of birds facing global change. Global Change Biology 13: 1672-1684.

Jiguet, F, Robert, A, Micol, T & Barbraud, C. 2007b. Quantifying stochastic and deterministic threats to island seabirds : last endemic prions face extinction from falcon peregrinations. Animal Conservation 10: 245-253.

Johnston, RF, Niles, DM & Rohwer, SA. 1972. Hermon Bumpus and natural selection in the house sparrow *Passer domesticus*. Evolution 26: 20-31.

Jolly, GM. 1965. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration – stochastic model. Biometrika 52: 225-247.

Jones, OR, Gaillard, J-M, Tuljapurkar, S, Alho, JS, Armitage, KB, Becker, PH, Bize, P, Brommer, J, Charmantier, A, Charpentier, M, Clutton-Brock, T, Dobson, FS, Festa-Bianchet, M, Gustafsson, L, Jensen, H, Jones, CG, Lillandt B-G, McCleery, R, Merilä, J, Neuhaus, P, Nicoll, MAC, Norris, K, Oli, MK, Pemberton, J, Pietiäinen, H, Ringsby, TH, Roulin, A, Saether, B-E, Setchell, JM, Sheldon, BC, Thompson, PM, Weimerskirch, H, Wickings, EJ & Coulson, T. 2008. Senescence rates are determined by ranking on the fast-slow life-history continuum. Ecology Letters 11: 664-673.

Jouventin, P & Mougin, JL. 1981. The adaptive strategies of seabirds. Terre et Vie – Revue d'Ecologie Appliquée 35: 217-272.

Jouventin, P & Weimerskirch, H. 1990. Satellite tracking of Wandering albatrosses. Nature 343: 746-748.

Jouventin, P & Weimerskirch, H. 1991. Changes in the population size and demography of southern seabirds: the management implications. In: Bird population studies: their relevance to conservation and management, Perrins, CM, Lebreton, J-D & Hirons, GJM (Eds.). Oxford University Press, pp. 297-314.

Jouventin, P, Bried, J & Micol, T. 2003. Insular bird populations can be saved from rats: a long-term experimental study of white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* on Ile de la Possession (Crozet archipelago). Polar Biology 26: 371-378.

Jouzel, J, Masson-Delmotte, V, Cattani, O, Dreyfus, G, Falourd, S, Hoffmann, G, Minster, B, Nouet, J, Barnola, JM, Chappellaz, J, Fischer, H, Gallet, JC, Johnsen, S, Leuenberger, M, Loulergue, L, Luethi, D, Oerter, H, Parrenin, F, Raisbeck, G, Raynaud, D, Schilt, A, Schwander, J, Selmo, E, Souchez, R, Spahni, R, Stauffer, B, Steffensen, JP, Stenni, B, Stocker, TF, Tison, JL, Werner, M & Wolff, EW. 2007. Orbital and millennial Antarctic climate variability over the past 800,000 years. Science 317: 793-796.

Kaisila, J. 1962. Immigration und expansion der Lepidopteren in Finnland in den Jahren 1869-1960. Acta Entomologica Fennisca 18: 1-452.

Kalela, O. 1949. Chnages in geographic ranges in the avifauna of northen and central Europe in response to recent changes in climate. Bird Banding 20: 77-103.

Kanyamibwa, S, Schierer, A, Pradel, R & Lebreton, J-D. 1990. Changes in adult annual survival rates in a western European population of the White Stork *Ciconia ciconia*. Ibis 132: 27-35.

Klvana, I, Berteaux, D & Cazelles, B. 2004. Porcupine feeding scars and climatic data show ecosystem effects of the solar cycle. American Naturalist 164: 283-297.

Kock, K-H, Durves, MG & Duhamel, G. 2006. Interactions between cetacean and fisheries in the Southern Ocean. Polar Biology 29: 379-388.

King, JC. 1994. Recent climate variability in the vicinity of the Antarctic Peninsula. International Journal of Climate 14: 357-369.

Kitaysky, AS & Golubova, EG. 2000. Climate change causes contrasting trends in reproductive performance of planktivorous and piscivorous alcids. Journal of Animal Ecology 69: 248-262.

Kitaysky, AS, Piatt, JF & Wingfield, JC. 2007. Stress hormones link food availability and population processes in seabirds. Marine Ecology Progress Series 352: 245-258.

Kleidon, A & Mooney, HA. 2000. A global distribution of biodiversity inferred from climatic constraints: results from a process-based modelling study. Global Change Biology 6: 507-523.

Knox, GA. 2007. Biology of the Southern Ocean. 2nd edition. CRC Press Taylor & Francis Group.

Krebs, CJ & Berteaux, D. 2006. Problems and pitfalls in relating climate variability to population dynamics. Climate Research 32: 143-149.

Laakso, J, Kaitala, V & Ranta, E. 2001. How does environmental variation translate into biological processes? Oikos 92: 119-122.

Lack, D. 1954. The natural regulation of animal numbers. Clarendon Press, Oxford.

Lack, D. 1968. Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen, London.

Lande, R. 1993. Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. American Naturalist. 142: 911-927.

Lande, R & Shannon, S. 1996. The role of genetic variation in adaptation and population persistence in a changing environment. Evolution 50: 434-437.

Lande, R, Engen, S, Saether, B-E, Filli, F, Matthysen, E & Weimerskirch, H. 2002. Estimating density dependence from population time series using demographic theory and life history data. American Naturalist 159: 321-337.

Law, R. 1979. Optimal life histories under age-specific predation. American Naturalist 114: 399-417.

Law, R. 2000. Fishing, selection, and phenotypic evolution. ICES Journal of Marine Science 57: 659-668.

Laws, RM. 1977. Seals and whales of the Southern Ocean. Philosophical Transactions of the Royal Society B 279: 81-96.

Laws, RM. 1983. Antarctica: a convergence of life. New Scientist 99: 608-616.

Laws, RM. 1985. The ecology of the Southern Ocean. American Scientist 73: 26-40.

Leaper, R, Cooke, J, Trathan, P, Reid, K, Rowntree, V & Payne, R. 2006. Global climate drives southern right whale (*Eubalaena australis*) population dynamics. Biology Letters 2: 289-292.

Le Bohec, C, Durant, J, Gauthier-Clerc, M, Stenseth, NC, Park, Y-H, Pradel, R, Grémillet, D, Gendner, J-P & Le Maho, Y. 2008. King penguin population threatened by Southern Ocean warming. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 105: 2493-2497.

Lebreton, J-D & Clobert, J. 1991. Bird population dynamics, management, and conservation : the role of mathematical modelling. In: Bird populaiton studies: relevance to conservation and management, Perrins, CM, Lebreton, J-D & Hirons, GJM (Eds.). Oxford University Press, Oxford, pp. 105-125.

Lebreton, J-D, Burnham, KP, Clobert, J & Anderson, DR. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. Ecological Monographs 62: 67-118.

Lebreton, J-D & Pradel, R. 2002. Multistate recapture-models: modeling incomplete individual histories. Journal of Applied Statistics 29: 353-369.

Lebreton, J-D, Hines, JE, Pradel, R, Nichols, JD & Spendelow, JA. 2003. Estimation by capture-recapture of recruitment and dispersal over several sites. Oikos 101: 253-264.

Leirs, H, Stenseth, NC, Nichols, JD, Hines, JE, Verhagen, R & Verheyen, W. 1997. Stochastic seasonality and nonlinear density-dependent factors regulate population size in an African rodent. Nature 389: 176-180.

Lescroël, A, Dugger, KM, Ballard, G & Ainley, DG. 2009. Effects of individual quality, reproductive success and environmental variability on survival of a long-lived seabird. Journal of Animal Ecology doi:10.1111/j.1365-2656.2009.01542x.

Levitus, S, Antonov, J & Boyer, T. 2005. Warming of the world ocean, 1955-2003. Geophysical Research Letters 32: doi:10.1029/2004GL021592.

Lewis, MR, Harrison, WG, Oakey, NS, Hebert, D & Platt, T. 1986. Vertical nitrate fluxes in the oligotrophic ocean. Science 234: 870-873.

Lewison, RL, Crowder, LB, Read, AJ & Freeman, SA. 2004. Understanding impacts of fisheries bycatch on marine megafauna. Trends in Ecology and Evolution 19: 598-604.

Lima, M, Merritt, JF & Bozinovic, F. 2002. Numerical fluctuations in the northern short-tailed shrew: evidence of non-linear feedback signatures on population dynamics and demography. Journal of Animal Ecology 71: 159-172.

Lindström, J. 1999. Early development and fitness in birds and mammals. Trends in Ecology and Evolution 14: 343-348.

Loeb, V, Siegel, V, Holm-Hansen, O, Hewitt, R, Fraser, W, Trivelpiece, W & Trivelpiece, S. 1997. Effects of sea-ice extent and krill or salp dominance on the Antarctic food web. Nature 387: 897-900.

Longhurst, AR. 1998. Ecological geography of the sea. Academic Press, San Diego.

Ludwig, GX, Alatalo, RV, Helle, P, Lindén, H, Lindström, J & Siitati, H. 2006. Short- and long-term population dynamical consequences of asymmetric climate change in black grouse. Proceedings of the Royal Society B 273: 2009-2016.

Mackintosh, NA. 1960. The pattern of distribution of the antarctic fauna. Proceedings of the Royal Society B 152: 624-631.

Marteau, C. 2007. Impact de la pêche à la légine australe sur les populaitons de pétrels à menton blanc et pétrels gris de Crozet et Kerguelen. Rapport EPHE.

Massom, RA, Hill, K, Barbraud, C, Adams, N, Ancel, A, Emmerson, L & Pook, MJ. 2009. Fast ice distribution in Adélie Land, East Antarctica: interannual variability and implications for emperor penguins *Aptenodytes forsteri*. Marine Ecology Progress Series 374: 243-257.

Masson, V, Vimeux, F, Jouzel, J, Morgan, V, Delmotte, M, Ciais, P, Hammer, C, Johnsen, S, Lipenkov, VY, Mosley-Thompson, E, Pete, J-R, Steig, E, Stievenard, M & Vaikmae, R. 2000. Holocene climate variability in Antarctica based on 11 ice cores isotopic records. Quaternary Research 54: 348-358.

Masson-Delmotte, V, Stenni, B & Jouzel, J. 2004. Common millennial-scale variability of Antarctic and Southern Ocean temperatures during the past 5000 years reconstructed from the EPICA Dome C ice core. Holocene 14: 145-151.

Matson, PA, Parton, Wj, Power, AG & Swift, MJ. 1997. Agricultural intensification and ecosystem properties. Science 277: 504-509.

Mayhew, PJ, Jenkins, GB & Benton, TG. 2008. A long-term association between global temperature and biodiversity, origination and extinction in the fossil record. Proceedings of the Royal Society B 275: 47-53.

McCarty, JP. 2001. Ecological consequences of recent climate change. Conservation Biology 15: 320-331.

McCullagh, P & Nelder, JA. 1989. Generalized Linear Models. 2nd edition. Monographs on Statistics and Applied Probability 37. Chapman & Hall/CRC.

McCulloch, CE & Searle, SR. 2001. Generalized, linear and mixed models. John Wiley & Sons Inc, New York.

McFarlane, GA, King, JR & Beamish, RJ. 2000. Have there been recent changes in climate? Ask the fish. Progress in Oceanography 47: 147-169.

McMahon, CR & Burton, HR. 2005. Climate change and seal survival : evidence for environmentally mediated changes in elephant seal, *Mirouga leonina*, pup survival. Proceedings of the Royal Society B 272: 923-928.

Meehl, GA, Washington, WM, Ammann, CM, Arblaster, JM, Wigley, TML & Tebaldi, C. 2004. Combinations of natural and anthropogenic forcings in twentieth-century climate. Journal of Climate 17: 3721-3727.

Meehl, GA, Stocker, TF, Collins, WD, Friedlingstein, P, Gaye, AT, Gregory, JM, Kitoh, A, Knutti, R, Murphy, JM, Noda, A, Raper, SCB, Watterson, IG, Weaver, AJ & Zhao, Z-C. 2007. Global Climate Projections. In: Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (Solomon, S, Qin, D, Manning, M, Chen, Z, Marquis, M, Averyt, KB, Tignor, M & Miller, HL, eds.). Cambridge University Press.

Menzel, A, Jakobi, G, Ahas, R, Scheifinger, H & Estrellan N. 2003. Variations of the climatological growing season (1951-2000) in Germany compared with other countries. International Journal of Climate 23: 793-812.

Michod, RE. 1979. Evolution of life histories in response to age-specific mortality factors. American Naturalist 113: 531-550.

Micol, T & Jouventin, P. 2002. Eradication of rats and rabbits from Saint-Paul Island, French Southern Territories. In: Turning the Tide: The Eradication of Invasive Species, Veitch, CR & Clout, MN (Eds.). IUCN Species Survival Commission n°27, pp. 199-205.

Miller, GH, Magee, JW, Fogel, ML & Gagan, MK. 2007. Detecting human impacts on the flora, fauna, and summer monsoon of Pleistocene Australia. Climate of the Past 3: 463-473.

Mills, MSL & Ryan, PG. 2005. Modelling impacts of long-line fishing: what are the effects of pair-bond disruption and sex-biased mortality on albatross fecundity? Animal Conservation 8: 359-367.

Milner-Gulland, EJ & Akçakaya, HR. 2001. Sustainability indices for exploited populations. Trends in Ecology and Evolution 16: 686-692.

Moe, B, Stempniewicz, L, Jakubas, D, Angelier, F, Chastel, O, Dinessen, F, Gabrielsen, GW, Hanssen, F, Karnovsky, NJ, Rønning, B, Welcker, J, Wojczulanis-Jakubas, K & Bech, C. Sous presse. Climate change and phenological responses of two seabird species breeding in the high-Arctic. Marine Ecology Progress Series.

Montevecchi, WA. 1993. Birds as indicators of change in marine prey stocks. In: Furness, RW & Greenwood, JJD (Eds.). Birds as Monitors of Environmental Change. Chapman and Hall, London, pp. 217-265.

Montevecchi, WA. 2007. Binary dietary responses of northern gannets *Sula bassana* indicate changing food web and oceanographic conditions. Marine Ecology Progress Series 352: 213-220.

Moorcroft, PR. 2006. How close are we to a predictive science of the biosphere? Trends in Ecology and Evolution 21: 400-407.

Morris, WF & Doak, DF. 2004. Buffering life histories against environmental stochasticity: accounting for a spurious correlation between the variabilities of vital rates and their contributions to fitness. American Naturalist 163: 579-590.

Morris, WF, Pfister, CA, Tuljapurkar, S, Haridas, CV, Boggs, CL, Boyce, MS, Bruna, EM, Church, DR, Coulson, T, Doak, DF, Forsyth, S, Gaillard, J-M, Horvitz, CC, Kalisz, S, Kendall, BE, Knight, TM, Lee, CT & Menges, ES. 2008. Longevity can buffer plant and animal populations against changing climatic variability. Ecology 89: 19-25.

Mougin, J-L, Prévost, J & Van Beveren, M. 1969. Note sur le baguage des oiseaux de l'île de la Possession (archipel Crozet) de 1960 à 1968. L'Oiseau et R.F.O. 39 : 51-66.

Murphy, EJ, Clarke, A, Symon, C & Priddle, J. 1995. Temporal variation in Antarctic sea-ice : analysis of a long-term fast-ice record from the South Orkney Islands. Deep Sea Research I 42: 1045-1062.

Murphy, EJ, Watkins, JL, Trathan, PN, Reid, K, Meredith, MP, Thorpe, SE, Johnston, NM, Clarke, A, Tarling, GA, Collins, MA, Forcada, J, Shreeve, RS, Atkinson, A, Korb, R, Whitehouse, MJ, Ward, P, Rodhouse, PG, Enderlein, P, Hirst, AG, Martin, AR, Hill, SL, Staniland, IJ, Pond, DW, Briggs, DR, Cunningham, NJ & Fleming, AH. 2007. Spatial and temporal operation of the Scotia Sea ecosystem : a review of large-scale links in a krill centred food web. Philosophical Transactions of the Royal Society B 362: 113-148.

Murray, TE, Bartle, JA, Kalish, SR & Taylor, PR. 1993. Incidental capture of seabirds by Japanese southern bluefin tuna longline vessels in New Zealand waters, 1988-1992. Bird Conservation International 3: 181-210.

Mysterud, A, Stenseth, NC, Yoccoz, NG, Langvatn, R & Steinhem, G. 2001. Nonlinear effects of large-scale climatic variability on wild and dometic herbivores. Nature 410: 1096-1099.

Nel, DC, Taylor, F, Ryan, PG & Cooper, J. 2003. Population dynamics of the wandering albatross *Diomedea exulans* at Marion Island: longline fishing and environmental influences. African Journal of Marine Science 25: 503-517.

Nevoux, M. 2004. Impact des variations climatiques sur la dynamique de population des prédateurs marins supérieurs. DEA de l'Université de La Rochelle, La Rochelle.

Nevoux, M. 2008. Réponse démographique des populations longévives aux changements climatiques: importance de la variabilité spatio-temporelle et de l'hétérogénéité individuelle. Thèse de Doctorat de l'Université de La Rochelle, La Rochelle.

Nevoux, M & Barbraud, C. 2005. Relationships between sea ice conditions, sea surface temperature and demographic traits of thin-billed prions. Polar Biology 29: 445-453.

Nevoux, M, Weimerskirch, H & Barbraud, C. 2006. Environmental variation and experience-related differences in the demography of the long-lived black-browed albatross. Journal of Animal Ecology 76: 159-167.

Nevoux, M, Barbraud, J-C & Barbraud, C. 2008. Nonlinear impact of climate on survival in a migratory white stork population. Journal of Animal Ecology 77: 1143-1152.

Nevoux, M, Weimerskirch, H & Barbraud, C. En révision. Long- and short-term influence of environment on recruitment in a species with highly delayed maturity. Oecologia.

Nevoux, M, Forcada, J, Barbraud, C, Croxall, JP & Weimerskirch, H. En révision. Demographic response to environmental variability, an intra-specific comparison. Ecology.

Nichols, JD, Hines, JE, Pollock, KH, Hinz, RL & Link, WA. 1994. Estimating breeding proportions and testing hypotheses about costs of reproduction with capture-recapture data. Ecology 75: 2052-2065.

Nicol, S. 2006. Krill, currents and sea ice; the life cycle of *Euphausia superba* in relation to its changing environment. BioScience 56: 111-120.

Nicol, S, Pauly, T, Bindoff, NL, Wright, SW, Thiele, D, Hosie, GW, Strutton, PG & Woehler, E. 2000. Ocean circulation off east Antarctica affects ecosystem structure and sea-ice extent. Nature 406: 504-507.

Nicol, S, Worby, A & Leaper, R. 2008. Changes in the Antarctic sea ice ecosystem: potential effects on krill and baleen whales. Marine and Freshwater Research 59: 361-382.

Niel, C & Lebreton, J-D. 2005. Using demographic invariants to detect overharvested bird populations from incomplete data. Conservation Biology 19: 826-835.

Noir, S. Estimation des effectifs d'Outarde houbara asiatique (*Chlamydotis macqueenii*): fiabilité des méthodes de comptages. Rapport EPHE, Ecole Pratique des Hautes Etudes, Paris.

Offredo, C & Ridoux, V. 1986. The diet of the Emperor penguin *Aptenodytes forsteri* in Adélie Land, Antarctica. Ibis 128: 409-413.

Okada, I & Yamanouchi, T. 2002. Seasonal change of the atmospheric heat budget over the Southern Ocean from ECMWF and ERBE date. Journal of Climate 15: 2527-2536.

Olivier, F, van Franeker, JA, Creuwels, JCS & Woehler, EJ. 2005. Variations of snow petrel breeding success in relation to sea-ice extent: detecting local response to large-scale processes? Polar Biology 28: 687-699.

Oro, D, Bosch, M & Ruiz, X. 1995. Effects of a trawling moratorium on the breeding success of the yellow-legged gull *Larus cachinnans*. Ibis 137: 547-549.

Oro, D, Jover, L & Ruiz, X. 1996. Influence of trawling activity on the breeding ecology of a threatened seabird, Audouin's gull *Larus audouinii*. Marine Ecology Progress Series 139: 19-29.

Orzack, SH & Tuljapurkar, S. 2001. Reproductive effort in variable environments, or environmental variation is for the birds. Ecology 82: 2658-2665.

Pace, ML, Cole, JJ, Carpenter, SR & Kitchell, JF. 1999. Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. Trends in Ecology and Evolution 14: 483-488.

Park, Y-H, Roquet, F & Vivier, F. 2004. Quasi-stationary ENSO wave signals versus the Antarctic Circumpolar Wave scenario. Geophysical Research Letters 31: L09315, doi:10.1029/2004GL019806.

Park, Y-H, Roquet, F, Durand, I & Fuda, J-L. 2008a. Large-scale circulation over and around the Northern Kerguelen Plateau. Deep-Sea Research II 55: 566-581.

Park, Y-H, Fuda, J-L, Durand, I & Naveira Garabato, AC. 2008b. Internal tides and vertical mixing over the Kerguelen Plateau. Deep-Sea Research II 55: 582-593.

Parkinson, C. 2002. Trends in the length of the Southern Ocean sea-ice season, 1979-99. Annals of Glaciology 34: 435-440.

Parkinson, C. 2004. Southern Ocean sea ice and its wider linkages: insights revealed from models and observations. Antarctic Science 16: 387-400.

Parmesan, C, Root, TL & Willig, MR. 2000. Impacts of extreme weather and climate on terrestrial biota. Bulletin of the American Meteorological Society 81: 443-450.

Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 37: 637-669.

Parmesan, C & Yohe, G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. Nature 421: 37-42.

Patz, JA, Campbell-Lendrum, D, Holloway, T & Foley, JA. 2005. Impact of regional climate change on human health. Nature 438: 310-317.

Peacock, L, Paulin, M & Darby, J. 2000. Investigations into climate influence on population dynamics of yellow-eyed penguins *Megadyptes antipodes*. New Zealand Journal of Zoology 27: 317-325.

Peck, LS, Webb, KE & Bailey, DM. 2004. Extreme sensitivity of biological function to temperature in Antarctic marine species. Functional Ecology 18: 625-630.

Peck, LS, Convey, P & Barnes, DKA. 2005. Environmental constraints on life histories in Antarctic ecosystems: tempos, timings and predictability. Biological Reviews 81: 75-109.

Péron, C, Authier, M, Barbraud, C, Delord, K, Besson, D & Weimerskirch, H. 2010. Decadal changes in at-sea distribution and abundance of subantarctic seabird species along a latitudinal gradient in the Southern Indian Ocean. Global Change Biology 16 : 1895-1909.

Perriman, L, Houston, D, Steen, H & Johannesen, E. 2000. Climate fluctuation effects on breeding of blue penguins (*Eudyptula minor*). New Zealand Journal of Zoology 27: 261-267.

Perrin, WF. 1969. Using porpoise to catch tuna. World Fishing 18: 42-45.

Peterson, AT, Ortega-Huerta, MA, Bartley, J, Sanchez-Cordero, V, Soberon, J, Buddemeier, RH & Stockwell, DRB. 2002. Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. Nature 416: 626-629.

Pfister, CA. 1998. Patterns of variance in stage-structured populations: evolutionary predictions and ecological implications. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 95: 213-218.

Piatt, JF, Harding, AMA, Schultz, M, Speckman, SG, van Pelt, TI, Drew, GS & Kettle, AB. 2007. Seabirds as indicators of marine food supplies: Cairns revisited. Marine Ecology Progress Series 352: 221-234.

Pinaud, D & Weimerkirch, H. 2002. Ultimate and proximate factors affecting the breeding performance of a marine top-predator. Oikos 99: 141-150.

Poncelet, E, Barbraud, C & Guinet, C. Sous presse. Population dynamics of killer whales (*Orcinus orca*) in Crozet Archipelago, southern Indian Ocean : a mark-recapture study from 1977 to 2002. Journal of Cetacean Research and Management.

Poncet, S. 1982. Les Iles Dion. In: Le Grand hiver: Damien II, Base Antarctique. Arthaud, Paris.

Pontier, D, Say, L, Debias, FO, Bried, J, Thioulouse, J, Micol, T & Natoli, E. 2002. The diet of feral cats (*Felis catus* L.) at five sites on the Grande Terre, Kerguelen archipelago. Polar Biology 25: 833-837.

Pounds, JA, Fogden, MPL & Campbell, JH. 1999. Biological response to climate change on a tropical mountain. Nature 398: 611-615.

Pounds, JA, Bustamante, MR, Colonna, LA, Consuegra, JA, Fogden, MPL, Foster, PN, La Marca, E, Masters, KL, Merino-Viteri, A, Puschendorf, R, Ron, SR, Sanchez-Azofeifa, GA, Still, CJ & Young, BE. 2006. Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. Nature 439: 161-167.

Post, E, Stenseth, NC. 1999. Climatic variability, plant phenology, and northern ungulates. Ecology 80: 1322-1339.

Post, E, Peterson, RO, Stenseth, NC & McLaren, BE. 1999. Ecosystem consequences of wolf behavioural response to climate. Nature 401: 90-907.

Pounds, JA, Bustamante, MR, Coloma, LA, Consuegra, JA, Fogden, MPL, Foster, PN, La Marca, E, Masters, KL, Merino-Viteri, A, Puschendorf, R, Ron, SR, Sánchez-Azofeifa, GA, Still, CJ & Young, BE. 2006. Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. Nature 439: 161-172.

Pradel, R & Lebreton, J-D. 1999. Comparison of different approaches to the study of local recruitment of breeders. Bird Study 46(Suppl.): 74-81.

Prévost, J. 1964. Remarques écologiques sur quelques Procellariens antarctiques. L'Oiseau et R.F.O. 34: 91-112.

Purvis, A, Gittleman, JL, Cowlishaw, G & Mace GM. 2000. Predicting extinction risk in declining species. Proceedings of the Royal Society B 267: 1947-1952.

Quayle, WC, Peck, LS, Peat, H, Ellis-Evans, JC & Harrigan, PR. 2002. Extreme responses to climate change in Antarctic lakes. Science 295: 645-645.

Quillfeldt, P, Strange, IJ & Masello, JF. 2007. Sea surface temperatures and behavioural buffering capacity in thin-billed prions *Pachyptila belcheri*: breeding success, provisioning and chick begging. Journal of Avian Biology 38: 298-308.

Rampino, MR & Shelf, S. 1992. Volcanic winter and accelerated glaciation following the Toba super-eruption. Nature 359: 50-52.

Reed, ET, Gauthier, G, Pradel, R & Lebreton, J-D. 2003. Age and environmental conditions affect recruitment in Greater Snow Geese. Ecolgoy 84: 219-230.

Reed, ET, Warzybok, P, Wilson, AJ, Bradley, RW, Wanless, S & Sydeman, WJ. 2009. Timing is everything: flexible phenology and shifting selection in a colonial seabird. Journal of Animal Ecology 78: 376-387.

Reichow, MK, Pringle, MS, Al'Mukhamedov, AI, Allen, MB, Andreichev, VL, Buslov, MM, Davies, CE, Fedoseev, GS, Fitton, JG, Inger, S, Medvedev, AY, Mitchell, C, Puchkov, VN, Safonova, IY, Scott, RA & Saunders, AD. 2009. The timing and extent of the eruption of the Siberian Traps large igneous province: implications for the end-Permian environmental crisis. Earth and Planetary Science Letters 277: 9-20.

Reid, JM, Bignal, EM, Bignal, S, McCracken, DI, Bogdanova, MI & Monaghan, P. 2008. Investigating patterns and processes of demographic variation: environmental correlates of pre-breeding survival in red-billed choughs *Pyrrhocorax pyrrhocorax*. Journal of Animal Ecology 77: 777-788.

Reid, K, Croxall, JP, Briggs, DR & Murphy, EJ. 2005. Antarctic ecosystem monitoring: quantifying the response of ecosystem indicators to variability in Antarctic krill. ICES Journal of Marine Science 62: 366-373.

Reznick, DA, Bryga, H & Endler, JA. 1990. Experimentally induced life-history evolution in a natural population. Nature 346: 357-359.

Ricklefs, RE. 1977. On the evolution of reproductive strategies in birds: reproductive effort. American Naturalist 111: 453-478.

Ridgwell, A. 2005. A mid Mesozoic revolution in the regulation of ocean chemistry. Marine Geology 217: 339-357.

Ridoux, V & Offredo, C. 1989. The diets of five summer breeding seabirds in Adélie Land, Antarctica. Polar Biology 9: 137-146.

Ridoux, V. 1994. The diets and dietary segregation of seabirds at the subantarctic Crozet Islands. Marine Ornithology 22: 1-192.

Rivalan, P, Barbraud, C, Inchausti, P & Weimerskirch, H. Soumis. Combined impact of longline fisheries and climate on the persistence of the Amsterdam albatross.

Roche, C, Guinet, C, Gasco, N & Duhamel, G. 2007. Marine mammals and demersal longline fishery interactions in Crozet and Kerguelen exclusive economic zones: an assessement of depredation levels. CCAMLR Science 14: 67-82.

Rochet, M-J, Cornillon, P-A, Sabatier, R & Pontier, D. 2000. Comparative analysis of phylogenetic and fishing effects in life history patterns of teleost fishes. Oikos 91: 255-270.

Rolland, V. 2008. Influence des changements climatiques et des pêcheries industrielles sur la dynamique des populations d'albatros de l'Océan Austral. Thèse de Doctorat de l'Université Peirre et Marie Curie, Paris.

Rolland, V, Barbraud, C & Weimerskirch, H. 2008. Combined effects of fisheries and climate on a migratory long-lived marine predator. Journal of Applied Ecology 45: 4-13.

Rolland, V, Barbraud, C & Weimerskirch, H. 2009. Assessing the impact of fisheries, climate and disease on the dynamics of the Indian yellow-nosed Albatross . Biological Conservation 142: 1084-1095.

Rolland, V, Nevoux, M, Barbraud, C & Weimerskirch, H. Sous presse. Respective impact of climate and fisheries on the growth of an albatross population. Ecological Applications.

Rolland, V, Weimerskirch, H & Barbraud, C. Sous presse. Relative influence of fisheries and climate on the demography of four albatross species. Global Change Biology.

Rothman, DH. 2002. Atmospheric carbon dioxide levels for the last 500 million years. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 99: 4167-4171.

Root, TL, Price, JT, Hall, KR, Schneider, SH, Rosenzweig, C & Pounds, JA. 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. Nature 421: 57-60.

Ruddell, A. 2005. An inventory of present glaciers on Heard Isalnd and their historical variation. In: Heard Island Southern Ocean Sentinel, Green, K & Woehler, E (Eds.). Surrey Beatty & Sons, Australia.

Russell, JC, Lecomte, V, Dumont, Y & Le Corre, M. 2009. Intraguild predation and mesopredator release effect on long-lived prey. Ecological Modelling 220: 1098-1104.

Ryan, PG, Keith, DG & Kroese, M. 2002. Seabird bycatch by tuna longline fisheries off southern Africa, 1998-2000. South African Journal of Marine Science 24: 103-110.

Saether, B-E & Bakke, O. 2000. Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. Ecology 81: 642-653.

Saether, B-E, Sutherland, WJ & Engen, S. 2004. Climate influences on avian population dynamics. Advances in Ecological Research 35 : 185-205.

Saether, B-E, Grøtan, V, Tryjanowski, P, Barbraud, C, Engen, S & Fulin, M. 2006. Climate and spatio-temporal variation in the population dynamics of a long distance migrant, the white stork. Journal of Animal Ecology 75: 80-90.

Sagarin, RD, Barry, JP, Gilman, SE & Baxter, CH. 1999. Climate-related change in an intertidal community over short and long time scales. Ecological Monographs 69: 465-490.

Salomonsen, F. 1948. The distribution of birds and the recent climatic change in the North Atlantic area. Dansk Ornitologisk Forenings Tidsskrift 42: 85-99

Sandvik, H, Erikstad, KE, Barrett, RT & Yoccoz, NG. 2005. The effect of climate on adult survival in five species of North Atlantic seabirds. Journal of Animal Ecology 74: 817-831.

Sandvik, H & Erikstad, KE. 2007. Seabird life histories and climatic fluctuations: a phylogenetic comparative time series analysis of North Atlantic seabirds. Ecography 31: 73-83.

Sandvik, H, Coulson, T & Saether, B-E. 2008. A latitudinal gradient in climate effects on seabird demography: results from interspecfific analyses. Global Change Biology 14: 703-713.

Sanz, JJ, Potti, J, Moreno, J, Merino, S & Frias, O. 2003. Climate change and fitness components of a migratory bird breeding in the Mediterranean region. Global Change Biology 9: 461-472.

Schaffer, WM. 1974. Selection for optimal life histories: the effects of age structure. Ecology 55: 291-303.

Schär, C, Vidale, PL, Lüthi, D, Frei, C, Häberli, C, Liniger, MA & Appenzeller, C. 2004. The role of increasing temperature variability in European summer heatwaves. Nature 427: 332-336.

Sedinger, JS, Herzog, MP & Ward, DH. 2004. Early environment and recruitment of black brant (*Branta bernicla nigricans*) into the breeding population. Auk 121: 68-73.

Seber, GAF. 1965. A note on the multiple-recapture census. Biometrika 52: 249-259.

Seimon, TA, Seimon, A, Daszak, P, Halloy, SRP, Schloegel, LM, Aguilar, CA, Sowell, P, Hyatt, AD, Konecky, B & Simmons, JE. 2007. Upward range extension of Andean anurans and chytridiomycosis to extreme elevations in response to tropical deglaciation. Global Change Biology 13: 288-299.

Sepkoski, JJ. 1997. Biodiversity: past, present, and future. Journal of Paleontology 71: 533-539.

Sepulchre, P, Ramstein, G, Fluteau, F, Schuster, M, Tiercelin, JJ, Brunet, M. 2006. Tectonic uplift and Eastern Africa aridification. Science 313: 1419-1423.

Shaviv, NJ & Veizer, J. 2003. Celestial driver of Phanerozoic climate? GSA Today 13: 4-10.

Simeone, A, Wallace, R & Whittington, P. 2006. Dispersal and philopatry in Humboldt penguins at a breeding colony off central Chile. Journal of Ornithology 147: 98.

Smetacek, V, Assmy, P & Henjes, J. 2004. The role of grazing in structuring Southern Ocean pelagic ecosystems and biogeochemical cycles. Antarctic Science 16: 541-558.

Smith, BD. 2007. The ultimate ecosystem engineers. Science 315: 1797-1798.

Smith, RC, Ainley, DG, Baker, K, Domack, E, Emslie, S, Fraser, B, Kennett, J, Leventer, A, Mosley-Thompson, E, Stammerjohn, S & Vernet, M. 1999. Marine ecosystem sensitivity to climate change. BioScience 49: 393-404.

Smith, VR. 2002. Climate change in the sub-antarctic: an illustration from Marion Island. Climatic Change 52: 345-357.

Smith, WO Jr. & Lancelot, C. 2004. Bottom-up versus top-down control in phytoplankton of the Southern Ocean. Antarctic Science 16: 531-539.

Souchay, G. 2008. Estimation de survie juvénile sexe-dépendante chez un oiseau dimorphique: le cas du Flamant rose *Phoenicopterus roseus*. Rapport de Master 2. Université Pierre et Marie Curie, Paris.

Southward, AJ, Hawkins, SJ & Burrows, MT. 1995. Seventy years' observations of changes in distribution and abundance of zooplankton and intertidal organisms in the western English Channel in relation to rising sea temperature. Journal of Thermal Biology 20: 127-155.

Spear, LB, Pyle, P & Nur, N. 1998. Natal dispersal in the Western gull: proximal factors and fitness consequences. Journal of Animal Ecology 67: 165-179.

Speckman, SG, Piatt, JF, Minte-Vera, CV & Parrish, JK. 2005. Parallel structure among envrionmental gradients and three trophic levels in a subarctic estuary. Progress in Oceanography 66: 25-65.

Spellerberg, IF. 1972. Temperature tolerances of Southeast Australian reptiles examined in relation to reptile thermoregulatory behaviour and distribution. Oecologia 9: 23-46.

Spendelow, JA, Nichols, JD, Nisbet, ICT, Hays, H, Cormons, GD, Burger, J, Safina, C, Hines, JE & Gochfeld, M. 1995. Estimating annual survival and movement rates of adults within a metapopulation of roseate terns. Ecology 76: 2415-2428.

Stearns, SC & Kawecki, TJ. 1994. Fitness sensitivity and the canalization of life-history traits. Evolution 48: 1438-1450.

Steele, WK & hiller, A. 1997. Radiocarbon dates of Snow Petrel nest-sites in central Dronning Maud Land, Antarctica. Polar Record 184: 29-38.

Stenni, B, Masson-Delmotte, V, Johnsen, S, Jouzel, J, Longinelli, A, Monnin, E, Roethlisberger, R & Selmo, E. 2001. An oceanic cold reversal during the last deglaciation. Science 293: 2074-2077.

Stenseth, NC, Mysterud, A, Ottersen, G, Hurrell, JW, Chan, K-S & Lima, M. 2002. Ecological effects of climate fluctuations. Science 297: 1292-1296.

Stenseth, NC, Ottersen, G, Hurrell, JW, Mysterud, A, Lima, M, Chan, K-S, Yoccoz, NG & Ådlandsvik, B. 2003. Studying climate effects on ecology through the use of climate indices: the North Atlantic Oscillation, En Niño Oscillation and beyond. Proceedings of the Royal Society B 270: 2087-2096.

Stonehouse, B. 1953. The emperor penguin *Aptenodytes forsteri* Gray I. Breeding behaviour and development. Falkland Islands Dependencies Survey Scientific Reports 6.

Stott, PA, Tett, SFB, Jones, GS, Allen, MR, Mitchell, JFB & Jenkins, GJ. 2000. External control of 20th century temperature by natural and anthopogenic forcings. Science 290: 2133-2137.

Sullivan, BJ, Reid, TA & Bugoni, L. 2006. Seabird mortality on factory trawlers in the Falkland Islands and beyond. Biological Conservation 131: 495-504.

Sun, L, Xie, Z & Zhao, J. 2000. A 3,000-year record of penguin populations. Nature 407: 858.

Sutherland, WJ. 2006. Predicting the ecological consequences of environmental change: a review of the methods. Journal of Applied Ecology 43: 599-616.

Sydeman, WJ, Abraham, CL & Byrd, GV. 2008. Seabird-sockeye salmon co-variation in the eastern Bering Sea: phenology as an ecosystem indicator and salmonid predictor? Deep-Sea Research II 55: 1877-1882.

Terauds, A, Gales, R & Alderman, R. 2005. Trends in numbers and survival of Black-browed (*Thalassarche melanophrys*) and Grey-headed (*T. chrysostome*) Albatrosses breeding on Macquarie Island. Emu 105: 159-167.

Terauds, A, Gales, R, Baker, GB & Alderman, R. 2006. Population and survival trends of Wandering Albatrosses (*Diomedea exulans*) breeding on Macquarie Island. Emu 106: 211-218.

Testa, JW, Oehlert, G, Ainley, DG, Bengtson, JL, Siniff, DB, Laws, RM & Rounsevell, D. 1991. Temporal variability in antarctic marine ecosystems – periodic fluctuations in the phocid seals. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 48: 631-639.

Thomas, CD, Cameron, A, Green, RE, Bakkenes, M, Beaumont, LJ, Collingham, YC, Erasmus, BFN, Ferreira de Siqueira, M, Grainger, A, Hannah, L, Hughes, L, Huntley, B, van Jaarsveld, AS, Midgley, GF, Miles, L, Ortega-Huerta, MA, Townsend Peterson, A, Phillips, OL & Williams, SE. 2004. Extinction risk from climate change. Nature 427: 145-148.

Thomas, CD, Franco, AMA & Hill, JK. 2006. Range retractions and extinction in the face of climate warming. Trends in Ecology and Evolution 21: 415-416.

Thomas, DW, Blondel, J, Perret, P, Lambrechts, MM & Speakman, JR. 2001. Energetic and fitness costs of mismatching resource supply and demand in seasonally breeding birds. Science 291: 2598-2600.

Thompson, KR. 1992. Quantitative analysis of the use of discards from squid trawlers by Black-browed Albatrosses *Diomedea melanophris* in the vicinity of the Falkland Islands. Ibis 134: 11-21.

Thompson, PM & Ollason, JC. 2001. Lagged effects of ocean climate change on fulmar population dynamics. Nature 413: 417-420.

Thompson, DWJ & Solomon, S. 2002. Interpretation of recent Southern Hemisphere climate change. Science 296: 895-899.

Thost, DE & Truffer, M. 2008. Glacier recession on Heard Island, Southern Indian Ocean. Arctic, Antarctic and Alpine Research 40: 199-214.

Thuiller, W, Lavorel, S, Araújo, MB, Sykes, MT & Prentice, IC. 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 102: 8245-8250.

Tilzer, MM, Elbracher, M, Gieskes, WWC & Beeze, B. 1986. Light-temperature interactions in the control of photosynthesis in Antarctic phytoplankton. Polar Biology 5: 105-111.

Trathan, PN, Murphy, EJ, Forcada, J, Croxall, JP, Reid, K & Thorpe, SE. 2006. Physical forcing in the southwest Atlantic : ecosystem control. In: Top predators in Marine Ecosystems, Boyd, IL, Wanles S, Camphuysen, CJ (Eds.). Cambridge University Press, UK, pp. 28-45.

Trathan, PN, Forcada, J & Murphy, EJ. 2007. Environmental forcing and Southern Ocean marine predator populations: effects of climate change and variability. Philosophical Transactions of the Royal Society B 362: 2351-2365.

Trenberth, KE, Jones, PD, Ambenje, P, Bojariu, R, Easterling, D, Klein Tank, A, Parker, D, Rahimzadeh, F, Renwick, JA, Rusticucci, M, Soden, B & Zhai, P. 2007. Observations: surface and atmospheric climate change. In: Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessement Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (Solomon, S, Qin, D, Manning, M, Chen, Z, Marquis, M, Averyt, KB, Tignor, M & Miller HL (eds.). Cambridge University Press.

Trippel, EA. 1995. Age at maturity as a stress indicator in fisheries. BioScience 45: 759-771.

Tuck, GN, Polacheck, T, Croxall, JP & Weimerskirch, H. 2001. Modelling the impact of fishery bycatches on albatross populations. Journal of Applied Ecology 38: 1182-1196.

Tuck, GN, Polacheck, T & Bulman, CM. 2003. Spatio-temporal trends of longline fishing effort in the Southern Ocean and implications for seabird bycatch. Biological Conservation 114: 1-27.

Turchin, P. 1995. Chaos in microtine populations. Proceedings of the Royal Society B 262: 357-361.

Turner, J, Summerhayes, C, Gutt, J, Bracegirdle, T, Convey, P, Bindschadler, R, Huiskes, A, Frenot, Y, Bergstrom, D, Chown, S, Hodgson, D, Lenton, A, Bockheim, J, Lynch, A, Roscoe, H, Smetacek, V, di Prisco, G, Verde, C, Peck, L, Barnes, D, Metzl, N, Bodeker, G, O'Farrell, S, Goosse, H, Smale, D, Bockheim, J, Jones, A, Vaughan, D, Pörtner, H, Forcada, J, Bopp, L, Wang, Z, Vanreusel, A, Murray, A, Fahrbach, E, Smale, D, Lefebvre, W. Sous presse. The next 100 years. In: Antarctic Climate Change and the Environment. SCAR.

Tynan, CT. 1998. Ecological importance of the Southern Boundary of the Antarctic Circumpolar Current. Nature 392: 708-710.

Usoskin, IG, Solanki, SK, Schüssler, M, Mursula, K & Alanko, K. 2003. A millennium scale sunspot number reconstruction: evidence for an unusually active sun since the 1940's. http://arxiv.org/PS_cache/astro-ph/pdf/0310/0310823v1.pdf.

Van De Pol, M, Bruinzeel, LW, Heg, D, Van Der Jeugd, H & Verhulst, S. 2006. A silver spoon for a golden future: long-term effects of natal origin on fitness prospects of oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). Journal of Animal Ecology 75: 616-626.

Van den Dool, H. 2007. Empirical methods in short-term climate prediction. Oxford University Press.

Van Noordwijk, AJ & de Jong, G. 1986. Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life-history tactics. American Naturalist 128: 137-142.

Van Vuuren, DP, Meinshausen, M, Plattner, G-K, Joos, F, Strassmann, KM, Smith, SJ, Wigley, TML, Raper, SCB, Riahi, K, de la Chesnaye, F, den Elzen, MGJ, Fujino, J, Jiang, K, Nakicenovic, N, Paltsev, S &

Reilly, JM. 2008. Temperature increase of 21st century mitigation scenarios. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 105: 15258-15262.

Vaughan, DG, Marshall, GJ, Connolley, WM, Parkinson, C, Mulvaney, R, Hodgson, DA, King, JC, Pudsey, CJ & Turner, J. 2003. Recent rapid regional climate warming on the Antarctic Peninsula. Climate Change 60: 243-274.

Veit, RR, McGowan, JA, Ainley, DG, Wahls, TR & Pyle, P. 1997. Apex marine top predator declines ninety percent in association with changing oceanic climate. Global Change Biology 3: 23-28.

Venegas, SA. 2003. The Antarctic Circumpolar Wave: a combination of two signals? Journal of Climate 16: 2509-2525.

Véran, S, Gimenez, O, Flinte, E, Kendall, WL, Doherty, J & Lebreton, J-D. 2007. Quantifying the impact of longline fisheries on adult survival in the black-footed albatross. Journal of Applied Ecology 44: 942-952.

Véran, S & Lebreton, J-D. 2008. The potential of integrated modelling in conservation biology: a case study of the black-footed albatross (*Phoebastria nigripes*). The Canadian Journal of Statistics 36: 85-98.

Verhulst, S, Perrins, CM & Riddington, R. 1997. Natal dispersal of great tits in a patchy environment. Ecology 78: 864-872.

Verkulich, SR & Hiller, A. 1994. Holocene deglaciation of the Bunger Hills revealed by ^{14}C measurements on stomach oil deposits in Snow Petrel colonies. Antarctic Science 6: 395-399.

Visser, ME. 2008. Keeping up with a warming world : assessing the rate of adaptation to climate change. Proceedings of the Royal Society B 275: 649-659.

Visser, ME, van Noordwijk, AJ, Tinbergen, JM & Lessels, CM. 1998. Warmer springs lead to mistimed reproduction in great tits (*Parus major*). Proceedings of the Royal Society B 265: 1867-1870.

Vitousek, PM, Mooney, HA, Lubchenco, J & Mellilo, JM. 1997. Human domination of the Earth's ecosystems. Science 277: 494-499.

Votier, SC, Furness, RW, Bearhop, S, Crane, JE, Galdow, RWG, Catry, P, Ensor, K, Hamer, KC, Hudson, AV, Kalmbach, E, Klomp, NI, Pfeiffer, S, Phillips, RA, Prieto, I & Thompson, DR. 2004. Changes in fisheries discard rates and seabird communities. Nature 427: 727-730.

Wade, PR. 1998. Calculating limits to the allowable human-caused mortality of cetaceans and pinnipeds. Marine Mammal Science 14: 1-37.

Wallace, JM & Gutzler, DS. 1981. Teleconnections in the geopotential height field during the northern hemisphere winter. Monthly Weather Review 109: 784-812.

Walther, G-R, Post, E, Convey, P, Menzel, A, Parmesan, C, Beebee, TJC, Fromentin, J-M, Hoegh-Guldberg, O & Bairlein, F. 2002. Ecological responses to recent climate change. Nature 416: 389-395.

Wanless, S, Harris, MP, Lewis, S, Frederiksen, M & Murray, S. 2008. Later breeding in northern gannets in the eastern Atlantic. Marine Ecology Progress Series 370: 263-269.

Warham, J. 1990. The Petrels. Their Ecology and Breeding Systems. Academic Press, London.

Watkins, BP, Petersen, SL & Ryan, PG. 2008. Interactions between seabirds and deep-water hake trawl gear: an assessment of impacts in South African waters. Animal Conservation 11: 247-254.

Weimerskirch, H. 1992. Reproductive effort in long-lived birds: age-specific patterns of condition, reproduction and survival in the Wandering albatross. Oikos 64: 464-473.

Weimerskirch, H. 2004. Diseases threaten Southern Ocean albatrosses. Polar Biology 27: 374-379.

Weimerskirch, H & Jouventin, P. 1987. Population dynamics of the wandering albatross (*Diomedea exulans*) of the Crozet Islands: causes and consequences of the population decline. Oikos 49: 315-322.

Weimerskirch, H, Clobert, J & Jouventin, P. 1987. Survival in five southern albatrosses and its relations with their life history. Journal of Animal Ecology 56: 1043-1056.

Weimerskirch, H, Salamolard, M, Sarrazin, F & Jouventin, P. 1993. Foraging strategy of wandering albatrosses through the breeding season: a study using satellite telemetry. Auk 110: 325-342.

Weimerskirch, H, Brothers, N & Jouventin, P. 1997. Population dynamics of wandering albatross *Diomedea exulans* and Amsterdam albatross *D. amsterdamensis* in the Indian Ocean and their relationships with long-line fisheries: conservation implications. Biological Conservation 79: 257-270.

Weimerskirch, H, Catard, A, Prince, PA, Cherel, Y & Croxall, JP. 1999. Foraging white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* at risk: from the tropics to Antarctica. Biological Conservation 87: 273-275.

Weimerskirch, H & Wilson, RP. 2000. Oceanic respite for wandering albatrosses. Nature 406: 955-956.

Weimerskirch, H, Bonadonna, F, Bailleul, F, Mabille, G, Dell'Omo, G & Lipp, HP. 2002. GPS tracking of foraging albatrosses. Science 295: 1259.

White, WB & Peterson, RG. 1996. An Antarctic Circumpolar Wave in surface pressure, wind, temperature and sea-ice extent. Nature 380: 699-702.

White, WB, Chen, S-C & Allan, RJ. 2002. Positive feedbacks between the Antarctic circumpolar wave and global El Niño-Southern Oscillation wave. Journal Climate 107: 29-117.

Whitehead, MD, Johnstone, GW & Burton, HR. 1990. Annual fluctuations in productivity and breeding success of Adélie penguins and fulmarine petrels in Prydz Bay, East Antarctica. In: Antarctic Ecosystems: Ecological Change and Conservation, Kerry KR & Hempel, G (Eds.). Springer, Berlin/Heidelberg, pp. 214-223.

Williams, BK, Nichols, JD & Conroy, MJ. 2002. Analysis and management of animal populations. Academic Press, San Diego.

Willis, KJ, Bennett, KD & Walker, D. 2004. The evolutionary legacy of the ice ages. Philosophical Transactions of the Royal Society B 359: 155-303.

Wilson, C & Adamec, D. 2002. A global view of bio-physical coupling from SeaWIFS and TOPEX satellite data, 1997-2001. Geophysical Research Letters 29: 98.1-98.2.

Wilson, PR, Ainley, DG, Nur, N, Jacobs, SS, Barton, KJ, Ballard, G & Comiso, JC. 2001. Adélie penguin population change in the Pacific sector of Antarctica: relation to sea-ice extent and the Antarctic circumpolar current. Marine Ecology Progress Series 213: 301-309.

Whyte, MA. 1977. Turning points in Phanerozoic history. Nature 267: 679-682.

Wooller, RD, Bradley, JS & Croxall, JP. 1992. Long-term population studies of seabirds. Trends in Ecology and Evolution 7: 111-114.

Xiao, C, Cheng, Y, Ren, J, Lu, L, Li, Z, Qin, D & Zhou, X. 2005. Signals of Antarctic circumpolar wave over the Southern Indian Ocean as recorded in an Antarctica ice core. Chinese Science Bulletin 50: 347-355.

Xue, Y, Smith, TM & Reynolds, RW. 2003. Interdecadal changes of 30-yr SST anomalies during 1871-2000. Journal of Climate 16: 1601-1612.

Zhao, L, Castellini, MA, Mau, TL & Trumble, SJ. 2004. Trophic interactions of Antarctic seals as determined by stable isotope signatures. Polar Biology 27: 368-373.

Zimmer, I, Wilson, RP, Gilbert, C, Beaulieu, M, Ancel, A & Ploetz, J. 2008. Foraging movements of emperor penguins at Pointe Géologie, Antarctica. Polar Biology 31: 229-243.

Sélection de 5 publications importantes

1. Barbraud, C & Weimerskirch, H. 2001. Emperor penguins and climate change. Nature 411 : 183-186.
2. Barbraud, C & Weimerskirch, H. 2003. Climate and density shape population dynamics of a marine top predator. Proceedings of the Royal Society B 270: 2111-2116.
3. Barbraud, C & Weimerskirch, H. 2005. Environmental conditions and breeding experience affect costs of reproduction in blue petrels. Ecology 86: 682-692.
4. Barbraud, C & Weimerskirch, H. 2006. Antarctic birds breed later in response to climate change. Proceedings of the National Academy of Sciences 103: 6248-6251.
5. Barbraud, C, Marteau, C, Ridoux, V, Delord, K & Weimerskirch, H. 2008. Demographic response of a population of white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* to climate and longline fishery bycatch. Journal of Applied Ecology 45: 1460-1467.

eventual Hector Mine rupture surface. Meanwhile, for both cases, the net (coseismic plus postseismic) changes in Coulomb stress remained negative at and beyond the distal ends of the Hector Mine rupture surface (Fig. 3b and d). Thus, it is possible that, once triggered, the Hector Mine rupture propagated to the north and south until it encountered these regions of negative net stress changes. Propagation part of the way into these negative-stress regions could be explained by the dynamics of the rupture process, which itself could have increased stress levels at the propagation fronts. Alternatively, the lateral extent of the Hector Mine rupture zone may have been controlled by the mechanical heterogeneity of the crust in the region rather than by the spatial patterns of stress changes. These results attest to the importance of considering viscoelastic processes in the assessment of seismic hazard and its migratory pattern[8–11]. □

Received 18 September 2000; accepted 8 March 2001.

1. Stein, R. S., King, G. C. P. & Lin, J. Change in failure stress on the southern San Andreas fault system caused by the 1992 magnitude = 7.4 Landers earthquake. *Science* **258,** 1328–1332 (1992).
2. King, G. C. P., Stein, R. S. & Lin, J. Static stress changes and the triggering of earthquakes. *Bull. Seismol. Soc. Am.* **84,** 935–953 (1994).
3. Deng, J. & Sykes, L. R. Triggering of 1812 Santa Barbara earthquake by a great San Andreas shock: Implications for future seismic hazards in southern California. *Geophys. Res. Lett.* **23,** 1155–1158 (1996).
4. Harris, R. A., Simpson, R. W. & Reasenberg, P. A. Influence of static stress changes on earthquake locations in southern California. *Nature* **375,** 221–224 (1995).
5. Stein, R. S. The role of stress transfer in earthquake occurrence. *Nature* **402,** 605–609 (1999).
6. US Geological Survey, Southern California Earthquake Center, and California Division of Mines and Geology. Preliminary report on the 16 October 1999 M 7.1 Hector Mine, California, earthquake. *Seismol. Res. Lett.* **71,** 11–23 (2000).
7. Parsons, T. & Dreger, D. S. Static-stress impact of the 1992 Landers earthquake sequence on nucleation and slip at the site of the 1999 M = 7.1 Hector Mine earthquake, southern California. *Geophys. Res. Lett.* **27,** 1949–1952 (2000).
8. Pollitz, F. F. & Sacks, I. S. Consequences of stress changes following the 1891 Nobi earthquake, Japan. *Bull. Seismol. Soc. Am.* **85,** 796–807 (1995).
9. Pollitz, F. F. & Sacks, I. S. The 1995 Kobe, Japan, earthquake: A long-delayed aftershock of the offshore 1944 Tonankai and 1946 Nankaido earthquakes. *Bull. Seismol. Soc. Am.* **87,** 1–10 (1997).
10. Freed, A. M. & Lin, J. Time-dependent changes in failure stress following thrust earthquakes. *J. Geophys. Res.* **103,** 24393–24409 (1998).
11. Deng, J., Hudnut, K., Gurnis, M. & Hauksson, E. Stress loading from viscous flow in the lower crust and triggering of aftershocks following the 1994 Northridge, California, earthquake. *Geophys. Res. Lett.* **26,** 3209–3212 (1999).
12. Stein, R. S. & Lisowski, M. The 1979 Homestead Valley earthquake sequence, California: Control of aftershocks and postseismic deformation. *J. Geophys. Res.* **88,** 6477–6490 (1983).
13. Oppenheimer, D. H., Reasonberg, P. A. & Simpson, R. W. Fault plane solutions for the 1984 Morgan Hill, California, earthquake sequence: Evidence for the state of stress on the Calavares fault. *J. Geophys. Res.* **93,** 9007–9026 (1988).
14. Reasenberg, P. A. & Simpson, R. W. Response of regional seismicity to the static stress change produced by the Loma Prieta earthquake. *Science* **255,** 1687–1690 (1992).
15. Toda, S., Stein, R. S., Reasonberg, P. A. & Dieterich, J. H. Stress transferred by the M_w = 6.5 Kobe, Japan, shock: Effect on aftershocks and future earthquake probabilities. *J. Geophys. Res.* **103,** 24543–24565 (1998).
16. Stein, R. S., King, G. C. P. & Lin, J. Stress triggering of the 1994 M = 6.7 Northridge, California, earthquake by its predecessors. *Science* **265,** 1432–1435 (1994).
17. Jaume, S. C. & Sykes, L. R. Evolution of moderate seismicity in the San Francisco Bay region, 1850 to 1993: seismicity changes related to the occurrence of large and great earthquakes. *J. Geophys. Res.* **101,** 765–789 (1996).
18. Shen, Z. *et al.* Postseismic deformation following the Landers earthquake, California, 28 June 1992. *Bull. Seismol. Soc. Am.* **84,** 780–791 (1994).
19. Massonnet, D., Thatcher, W. & Vadon, H. Detection of postseismic fault-zone collapse following the Landers earthquake. *Nature* **382,** 612–616 (1996).
20. Savage, J. C. & Svarc, J. L. Postseismic deformation associated with the 1992 M_w = 7.3 Landers earthquake, Southern California. *J. Geophys. Res.* **102,** 7565–7577 (1997).
21. Jackson, D. D., Shen, Z. K., Potter, D., Ge, X. B. & Sung, L. Y. Geoscience: Southern California deformation. *Science* **277,** 1621–1622 (1997).
22. Bock, Y. *et al.* Southern California permanent GPS geodetic array: Continuous measurements of regional crustal deformation between the 1992 Landers and 1994 Northridge earthquakes. *J. Geophys. Res.* **102,** 18013–18033 (1997).
23. Peltzer, G., Rosen, P., Rogez, F. & Hudnut, K. Poro-elastic rebound along the Landers 1992 earthquake surface rupture. *J. Geophys. Res.* **103,** 30131–30145 (1998).
24. Ivins, E. R. Transient creep of a composite lower crust, 2. A polymineralic basis for rapidly evolving postseismic deformation modes. *J. Geophys. Res.* **101,** 28005–28028 (1996).
25. Deng, J., Gurnis, M., Kanamori, H. & Hauksson, E. Viscoelastic flow in the lower crust after the 1992 Landers, California, earthquake. *Science* **282,** 1689–1692 (1998).
26. Pollitz, F. F., Peltzer, G. & Bürgmann, R. Mobility of continental mantle: Evidence from postseismic geodetic observations following the 1992 Landers earthquake. *J. Geophys. Res.* **105,** 8035–8054 (2000).
27. Kirby, S. H. & Kronenberg, A. K. Rheology of the lithosphere: Selected topics. *Rev. Geophys.* **25,** 1219–1244 (1987).
28. Hauksson, E., Jones, L. M., Hutton, K. & Eberhart-Phillips, D. The 1992 Landers earthquake sequence: Seismological observations. *J. Geophys. Res.* **98,** 19835–19858, (1993).
29. Wald, D. J. & Heaton, T. H. Spatial and temporal distribution of slip for the 1992 Landers, California, Earthquake. *Bull. Seismol. Soc. Am.* **84,** 668–691 (1994).
30. Dreger, D. & Kaverina, A. Seismic remote sensing for the earthquake source process and near source strong shaking: A case study of the October 16, 1999 Hector Mine Earthquake. *Geophys. Res. Lett.* **27,** 1941–1944 (2000).

Acknowledgements

We thank S. Sacks for discussions and S. Keiser for computer support. This research was supported by a NSF post-doctoral fellowship and the Southern California Earthquake Center.

Correspondence and requests for materials should be addressed to A.M.F. (e-mail: freed@dtm.ciw.edu).

Emperor penguins and climate change

Christophe Barbraud* & Henri Weimerskirch

Centre d'Études Biologiques de Chizé, Centre National de la Recherche Scientifique, 79360 Villiers en Bois, France

Variations in ocean–atmosphere coupling over time in the Southern Ocean[1–3] have dominant effects on sea-ice extent and ecosystem structure[4–6], but the ultimate consequences of such environmental changes for large marine predators cannot be accurately predicted because of the absence of long-term data series on key demographic parameters[7,8]. Here, we use the longest time series available on demographic parameters of an Antarctic large predator breeding on fast ice[9,10] and relying on food resources from the Southern Ocean[11]. We show that over the past 50 years, the population of emperor penguins (*Aptenodytes forsteri*) in Terre Adélie has declined by 50% because of a decrease in adult survival during the late 1970s. At this time there was a prolonged abnormally warm period with reduced sea-ice extent. Mortality rates increased when warm sea-surface temperatures occurred in the foraging area and when annual sea-ice extent was reduced, and were higher for males than for females. In contrast with survival, emperor penguins hatched fewer eggs when winter sea-ice was extended. These results indicate strong and contrasting effects of large-scale oceanographic processes and sea-ice extent on the demography of emperor penguins, and their potential high susceptibility to climate change.

Between 1952 and 2000, the emperor penguin colony located near Dumont d'Urville Station (66.7° S, 140.0° E) in Terre Adélie was monitored continuously, generating the longest data set available on an Antarctic marine predator. Data from the meteorological station 500 m from the colony shows that, after a period of stability in the 1960s (average temperatures −17.3 °C), winter temperatures began to vary extensively and were high throughout the 1970s until the early 1980s (average −14.7 °C); they then decreased but remained variable until the present time (average −16.6 °C, $t = 3.2$, $P = 0.004$ (Student's t-test; Fig. 1a). No trend was detectable for the summer temperatures. The breeding population of emperor penguins was stable until the mid-1970s, but declined abruptly by 50% in the late 1970s and has stabilized since (Fig. 1b).

We used capture–mark–recapture data spanning 1969–1989 from ringed breeding emperor penguins to estimate adult annual survival rates (see Methods). Females survived better than males but the survival curves for males and females were parallel (additive time-dependence, see Methods; Fig. 2a). Survival was particularly

* Present address: Tour du Valat, Le Sambuc, 13200 Arles, France.

© 2001 Macmillan Magazines Ltd

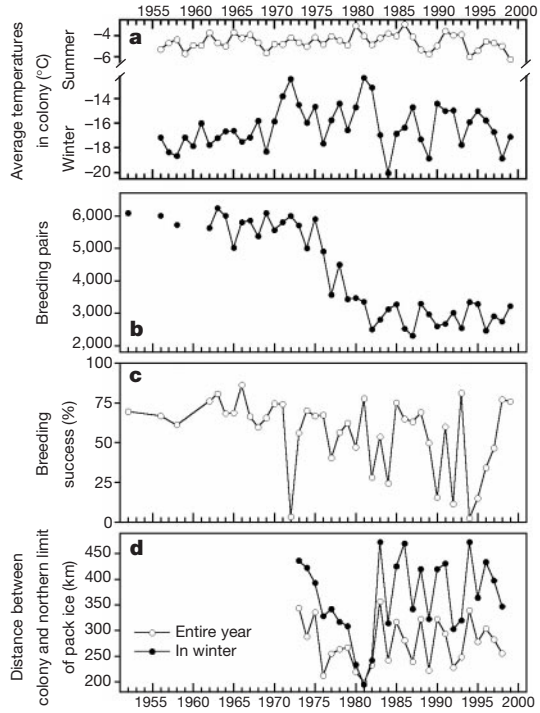

Figure 1 Climate and population changes. **a**, Summer and winter average temperatures recorded at Dumont D'Urville meteorological station (1956–1999). **b**, Number of breeding pairs of emperor penguins at Pointe Géologie archipelago, Terre Adélie (1952–1999). **c**, Changes over time in breeding success (number of chicks fledged divided by number of eggs laid). **d**, Changes over time (1973–1999) in the average distance between the emperor penguin colony and the northern extent of pack ice.

low in 1972, in 1976–1980 and in 1985 (Fig. 2a). The prolonged period of low survival during the late 1970s corresponds to the period of rapid decline of the breeding population (Fig. 2a). Interannual per cent changes in the breeding population size were related to annual survival ($P < 0.001$; Fig. 2b) and explained 64% of the variation in survival. The decline in population during the second half of the 1970s was thus caused by this unusually long period of low adult survival. The growth rate of populations of long-lived species is mainly sensitive to changes in adult survival[12]. High emigration from this colony to others is unlikely as the nearest colony is 1,000 km away and penguins, like all seabirds, are faithful to their breeding site once they have started to reproduce[13].

Among the three covariates examined (annual average sea surface temperatures (SST), northward sea-ice extent and atmospheric sea-level pressure; see Methods), SST accounted for most (89.8%) of the yearly variation in survival ($P = 0.0012$). Emperor penguins survived less when SSTs were higher ($P < 0.001$) (Fig. 2c). Sea-ice extent anomalies explained 86.9% of the variation in survival ($P = 0.0022$) and penguins survived better when sea-ice extent was greater ($P < 0.001$). Sea-level pressure did not explain a significant part of the yearly variation in survival ($P = 0.48$). To our knowledge, this is the first time that the consequences of changes in major oceanic parameters on the dynamics of an Antarctic large predator have been identified, and particularly that the proximate and ultimate factors affecting the dynamics of the population have been documented.

Because variables are interlinked, variability is generally assumed to cascade throughout the environment and biological systems. Adult emperor penguins forage only at sea and mainly feed on Antarctic krill (*Euphausia superba*), fish (mainly *Pleuragramma antarcticum*) and squid, in proportions that vary as a function of locality and time[11,14,15]. Prey availability is influenced by physical parameters such as sea-ice extent or sea-surface temperature (or

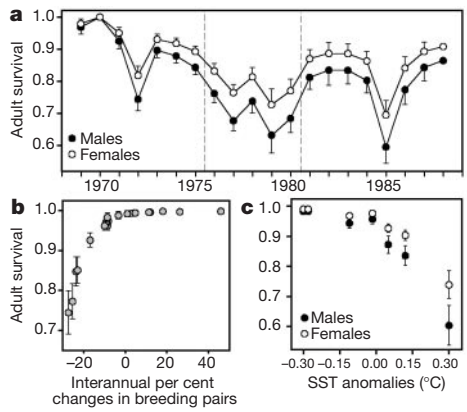

Figure 2 Adult survival of emperor penguins. **a**, Annual survival of male and female emperor penguins (mean ± 1 s.e., 1969–1988). Dashed vertical lines encompass the period of abrupt decline of the population (see Fig. 1b). The modelling of survival probabilities indicated that adult survival differed between sexes (*P*-likelihood ratio test (LRT) = 0.065) and varied among years (*P*-LRT < 0.001). Survival estimates are from model (Φ_{a2+s+t}, p_{t*m}) where male and female survival are additive and time-dependent (model with lowest Akaike's Information Criterion (AIC) for the 1969–1989 data set; see Methods). **b**, Survival estimates of emperor penguins (males and females combined) from the covariate model investigating the relationship between survival and inter-annual percent change in the breeding population size. Survival estimates are from model ($\Phi_{a2\ +\ \text{population change}}$, p_{t*m}). Population change accounted for a large part of the annual variation in survival ($\chi^2_{17} = 18.25$, $P = 0.37$). The slope of the logit-linear relationship of survival Φ with population change (logit$\Phi = a + b \times$ population change[28]) was 0.42 ± 0.12 (lower and upper 95% confidence limits were 0.19 and 0.66, respectively), indicating lower survival when the population decreased. Error bars, ± 1 s.e. **c**, Survival estimates of male and female emperor penguins plotted against sea-surface temperature anomalies for the period 1982–1988, when both parameters were available. Survival estimates are from model ($\Phi_{s+\text{SST}}$, p_{t*m}) with the lowest AIC value. The AIC-differences between this model and models (Φ_{s+t}, p_{t*m}) and (Φ_s, p_{t*m}) were, respectively, 4.48 and 50.51, and SST accounted for a large part of the annual variation in survival ($\chi^2_5 = 5.942$, $P = 0.312$). The slope of the logit-linear relationship of survival Φ with SST was –6.02 ± 1.01 (lower and upper 95% confidence limits –7.99 and –4.05, respectively), indicating lower survival with higher SST. Errors bars, ± 1 s.e. The slope of the relationship of survival Φ with sea-ice extent was 0.38 ± 0.10 (lower and upper 95% confidence limits 0.18 and 0.58, respectively), indicating higher survival with greater sea-ice extent.

© 2001 Macmillan Magazines Ltd

both)[16]. Decreased frequency of krill recruitment associated with a decreased frequency of extensive winter sea-ice may be responsible for low population sizes of krill[17], and lower krill abundance is associated with areas with less winter sea-ice cover[5]. In years with high SSTs, emperor penguins probably have difficulties in finding food, which could increase mortality. It is not known when the survival of adult emperor penguins is affected by warm water events: whether during winter when males and females undertake long incubation and chick brooding fasts[18,19], or during the summer when they disperse to moult[20].

Breeding success varied extensively throughout the period, and its variability has increased progressively since the 1970s (Fig. 1c). A combination of local factors has probably contributed to the high variability in breeding success. Complete or extensive breeding failures in some years resulted from early break-out of the sea-ice holding up the colony, or from prolonged blizzards during the early chick-rearing period[21]. Overall breeding success was not related to SST anomalies or sea-ice extent, possibly because variation was the result of a combination of confounding factors related to sea-ice conditions or weather conditions. However, the proportion of eggs that hatched a chick was negatively related to the extent of pack ice in winter ($r^2 = 0.284$, $P = 0.02$), with wider pack ice resulting in lower hatching success.

One paradoxical and unexpected result of this study is that the extent of pack ice, which is a key factor in the Antarctic ecosystem[7], has two opposite effects on the demographic parameters of emperor penguins. Sea-ice extent in winter negatively affects hatching success, by increasing the distance between the colony and feeding grounds. Conversely, annual sea-ice extent positively affects adult survival by increasing food availability. Therefore there exists in emperor penguins a trade-off between the advantages and disadvantages of extensive pack ice. In population terms, the trophic advantage of extensive pack ice, by favouring higher survival and further reproduction, outmatches its physical disadvantage of reducing fecundity.

Whereas time series on emperor penguins and on meteorological conditions in the colony are available since 1952, data on the extent of sea-ice are available only from 1972 onwards, and on SST from 1982. Given the strong relationship between survival and SST anomalies related to the Antarctic Circumpolar Wave[2] in 1982–1989, low survival during 1976–1980 (and the 50% population decrease) was probably associated with high SSTs, but remote-sensing satellite data were not available at this time. The temperature recorded in winter in the colony, however, indicates a prolonged warm period during the 1970s (Fig. 1a) associated with a prolonged period of decreasing extent of ice[1] (Fig. 1d). This anomaly is probably connected to the abrupt decline in Antarctic sea-ice extent that is apparent from whaling records during the 1960s and 1970s[1,3]. The exact timing of the decline is not known because of the lack of records during this period[3]. Our results indicate that this major event may have occurred during the 1970s rather than during the 1960s as suggested earlier. Our results also indicate that emperor penguins may be very susceptible to environmental variability and that further long-lasting coupled anomalies are likely to affect their populations. □

Methods

We determined the number of breeding pairs from the number of chicks fledged plus the number of eggs and chicks found dead. Dead chicks and eggs remain frozen on sea-ice around the colony and were collected and counted daily during the entire breeding season. The number of breeding pairs represents 80% of the overall population size.

Environmental parameters

We used three types of data: the annual average SST calculated from a combination of *in situ* and satellite-radiometer measurements obtained on a 1° grid[22]; the annual average northward sea-ice extent calculated from space-borne microwave sensors on a 25-km grid[23]; and the annual averages of atmospheric sea-level pressure calculated from data produced by the European Centre for Medium Range Weather Forecasts on a 1.875° grid[24], all spanning 1982–1989. Data were extracted for the 200-km radius (from latitude 66.7° S) surrounding the Pointe Géologie colony, an area consistent with the foraging radius of emperor penguins[11,19]. Physical parameters were determined relative to the applicable record length annual mean values and filtered to suppress seasonal and possible biennial signals[2].

Survival modelling

Adults were ringed each year between 1967 and 1980 using metal bands placed at the base of the flippers. Ringing and ring readings were made in April and May when birds arrived on the breeding grounds forming columns and during pair formation from 1968 until today[9]. Because during the first year after banding, and to a lesser extent during the second year, bands are more likely to be lost or to affect survival[25], we have excluded data from the first two years after banding. We estimated adult survival rate using recent developments of the Cormack–Jolly–Seber model[26,27] implemented in the MARK software[28] for the period 1969–1988. This method allows the estimation of unbiased capture and survival probabilities. Parameters that may explain time-variation in survival were then examined using the capture–mark–recapture data set over the period 1982–1989, when data were simultaneously available with adult survival (before 1982, no physical data were available). The 1982–1989 data set was used to test the effects of physical parameters on survival. Details of survival modelling procedures are available as Supplementary Information.

Changes in breeding population size from year to year should be correlated with survival if variations in the latter are a principal cause of the former. To test whether the temporal variation in survival is likely to have been a significant cause of changes in population size we used a covariate model in which the interannual per cent change in the breeding population size was added to the selected model as an annual covariate[29] with a one-year lag, as the breeding population size of emperors was determined in May.

Received 23 October 2000; accepted 20 February 2001.

1. Kukla, G. & Gavin, J. Summer ice and carbon dioxide. *Science* **214,** 497–503 (1981).
2. White, W. B. & Peterson, R. G. An Antarctic circumpolar wave in surface pressure, wind, temperature and sea-ice extent. *Nature* **380,** 699–702 (1996).
3. de la Mare, W. K. Abrupt mid-twentieth century decline in Antarctic sea-ice extent from whaling records. *Nature* **389,** 57–60 (1997).
4. Tynan, C. T. Ecological importance of the Southern Boundary of the Antarctic Circumpolar current. *Nature* **392,** 708–716 (1998).
5. Nicol, S. *et al.* Ocean circulation off east Antarctica affects ecosystem structure and sea-ice extent. *Nature* **406,** 504–507 (2000).
6. Aebischer, N. J., Coulson, J. C. & Colebrook, J. M. Parallel long-term trends across four marine trophic levels and weather. *Nature* **347,** 753–755 (1990).
7. Croxall, J. P. Southern Ocean environmental changes: effects on seabird, seal and whale populations. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* **338,** 319–328 (1992).
8. Furness, R. W. & Greenwood, J. J. D. (eds) *Birds as Monitors of Environmental Change* (Chapman and Hall, London, 1993).
9. Prévost, J. *Ecologie du Manchot Empereur* Aptenodytes forsteri *Grey* (Expéditions Polaires Françaises, Hermann, Paris, 1961).
10. LeMaho, Y. The Emperor penguin: a strategy to live and breed in the cold. *Am. Sci.* **65,** 680–693 (1977).
11. Kirkwood, R. & Robertson, G. The foraging ecology of female Emperor Penguins in winter. *Ecol. Monogr.* **67,** 155–176 (1997).
12. Lebreton, J. D. & Clobert, J. in *Bird Population Studies* (eds Perrins, C. M., Lebreton, J. D. & Hirons, G. J. M.) 103–125 (Oxford Univ. Press, Oxford, 1991).
13. Williams, T. D. *The Penguins* (Oxford Univ. Press, Oxford, 1995).
14. Offredo, C. & Ridoux, V. The diet of Emperor penguins *Aptenodytes forsteri* in Adélie land, Antarctica. *Ibis* **128,** 409–413 (1986).
15. Cherel, Y. & Kooyman, G. L. Food of emperor penguins (*Aptenodytes forsteri*) in the western Ross Sea, Antarctica. *Mar. Biol.* **130,** 335–344 (1998).
16. Pakhomov, E. A. & McQuaid, C. D. Distribution of surface zooplankton and seabirds across the Southern Ocean. *Polar Biol.* **16,** 271–286 (1996).
17. Loeb, V. *et al.* Effects of sea-ice extent and krill or salp dominance on the Antarctic food web. *Nature* **387,** 897–900 (1997).
18. Isenmann, P. Contribution à l'éthologie et à l'écologie du Manchot empereur (*Aptenodytes forsteri* Gray) à la colonie de Pointe Géologie (Terre Adélie). *Oiseau R.F.O.* **41,** 9–61 (1971).
19. Ancel, A. *et al.* Foraging behaviour of emperor penguins as a resource detector in winter and summer. *Nature* **360,** 336–338 (1992).
20. Kooyman, G., Hunke, E., Ackley, S., van Dam, R. & Robertson, G. Moult of the emperor penguin: travel, location, and habitat selection. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **204,** 269–277 (2000).
21. Jouventin, P. in *The Biology of Penguins* (ed. Stonehouse, B.) 435–446 (Macmillan, London, 1974).
22. Reynolds, R. W. & Marisco, D. C. An improved real time global sea surface temperature analysis. *J. Climate* **6,** 114–119 (1993).
23. Parkinson, C. L. Spatial patterns in the length of the sea ice season in the Southern Ocean, 1979-1986. *J. Geophys. Res.* **99,** 16327–16339 (1994).
24. ECMWF/WCRP. *A Global Atmospheric Data Archive* (Tech. Attach. European Centre for Medium Range Weather Forecasts, Reading, 1993).
25. Weimerskirch, H., Stahl, J. C. & Jouventin, P. The breeding biology and population dynamics of king penguins *Aptenodytes patagonicus* at the Crozet islands. *Ibis* **134,** 107–117 (1992).
26. Nichols, J. D. Capture–recapture models: using marked animals to study population dynamics. *Bioscience* **42,** 94–102 (1991).
27. Lebreton, J. D., Burnham, K. P., Clobert, J. & Anderson, D. R. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecol. Monogr.* **62,** 67–118 (1992).
28. White, G. C. & Burnham, K. P. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* **46,** 120–138 (1999).
29. Siriwardena, G. M., Baillie, S. R. & Wilson, J. D. Temporal variation in the annual survival rates of six granivorous birds with contrasting population trends. *Ibis* **141,** 621–636 (1999).

© 2001 Macmillan Magazines Ltd

Supplementary Information is available on *Nature*'s World-Wide Web site (http://www.nature.com) or as paper copy from the London editorial office of *Nature*.

Acknowledgements

This study was supported over the past 50 years by Expéditions Polaires Françaises, Terres Australes et Antarctiques Françaises and by Institut Français pour la Recherche et la Technologie Française. We thank all the people involved in Terre Adélie in the monitoring programs of the Emperor penguin population, and Y. Cherel, G. Kooyman and C. Parkinson for comments on the manuscript. We thank Météo France DOM-TOM, G. Testa and M. Gaillot for the meteorological data of the station of Dumont D'Urville, Terre Adélie.

Correspondence and requests for materials should be addressed to C.B. (e-mail: barbraud@tour-du-valat.com).

Host recognition by the tobacco hornworm is mediated by a host plant compound

Marta L. del Campo*†, Carol I. Miles†‡, Frank C. Schroeder§, Caroline Mueller‖, Ronald Booker‡ & J. Alan Renwick‖

** Department of Entomology, Cornell University, Ithaca, New York 14853, USA*
† Department of Biological Sciences, Binghamton University, PO Box 6000 Binghamton, New York 13902-6000, USA
‡ Department of Neurobiology and Behavior, Cornell University, Ithaca, New York 14853, USA
§ Department of Chemistry and Chemical Biology, Cornell University, Ithaca, New York 14853, USA
‖ Boyce Thompson Institute at Cornell University, Ithaca, New York 14853, USA

It is generally believed that animals make decisions about the selection of mates, kin or food on the basis of pre-constructed recognition templates. These templates can be innate or acquired through experience[1]. An example of an acquired template is the feeding preference exhibited by larvae of the moth, *Manduca sexta*. Naive hatchlings will feed and grow successfully on many different plants or artificial diets, but once they have fed on a natural host they become specialist feeders[2–6]. Here we show that the induced feeding preference of *M. sexta* involves the formation of a template to a steroidal glycoside, indioside D, that is present in solanaceous foliage. This compound is both necessary and sufficient to maintain the induced feeding preference. The induction of host plant specificity is at least partly due to a tuning of taste receptors to indioside D. The taste receptors of larvae fed on host plants show an enhanced response to indioside D as compared with other plant compounds tested.

By manipulating the diets of larvae, we examined the strength of induced feeding preferences. *Manduca sexta* larvae were reared from hatching until the early fourth instar on either solanaceous or non-solanaceous diets. The solanaceous diets consisted of foliage from potato (*Solanum tuberosum)* or tomato (*Lycopersicon esculentum*); the non-solanaceous diets were either foliage of cowpea (*Vigna sinensis*, Fabaceae), or a wheat-germ-based artificial diet[7]. After the molt to the fourth instar, larvae from these four groups were removed from their original diet, and randomly assigned to one of the two solanaceous plants, or to the non-solanaceous cowpea. Within 24 h, all larvae reared on solanaceous foliage had begun feeding on solanaceous leaves; however, only 21.5% (11/51) of the solanaceous-reared larvae had fed on the foliage of the non-solanaceous cowpea (Fig. 1a). After 96 h, the percentage of solanaceous-reared larvae feeding on cowpea had increased to 45.1% (23/51), although by this time 35.3% (18/51) of the larvae had starved to death, having never fed on cowpea (Fig. 1b). In contrast, after only 24 h, all the larvae reared on non-solanaceous diets had accepted either the solanaceous or non-solanaceous foliage equally (Fig. 1a), and no mortality was observed among these larvae. These results show that once host plant specificity is induced, some *M. sexta* larvae will actually starve to death rather than change from a solanaceous to a non-solanaceous diet.

Because contact with solanaceous foliage seems necessary to induce a preference for the host plant, the larvae may acquire the ability to recognize a specific compound(s) in the host plant. To test this possibility, we began to isolate a compound(s) from solanaceous plants that the larvae might use as a host plant recognition cue. As an assay, we tested solanaceous-reared larvae for their acceptance of non-solanaceous cowpea leaf discs that were treated with extracts of potato leaves. The larvae clearly discriminated between treated and control discs, taking the first bite from cowpea discs treated with potato extract in more than 95% of the cases ($n = 75, \chi^2 > 200$, degrees of freedom (d.f.) = 1, $P < 0.001$), in a period of less than 2 h (Fig. 2a).

An active fraction was isolated from an aqueous extract of potato foliage by solvent partitioning and flash chromatography. This active fraction was subjected to further fractionation and exhaustive chromatographic separation. At each step, activity was monitored using choice assays with fraction-treated cowpea leaf discs and ten or more solanaceous-reared larvae. This approach yielded a single fraction that accounted for all the feeding stimulant activity of potato foliage. Analyses by ^{1}H NMR spectroscopy showed that this fraction comprised one single steroidal glycoside of more than 96% purity. A standard set of two-dimensional NMR experiments[8] and additional mass spectroscopic analyses using negative-ion electrospray ionization established the structure (Fig. 2c) of this compound as (25*R*)-26-*O*-(β-D-glucopyranosyl)-furost-5-en-3β,22ξ,26-triol-3-*O*-{α-L-rhamnopyranosyl-(1→2)-[β-D-glucopyranosyl-(1→3)]-β-D-galactopyranoside} (indioside D), which was isolated previously from the solanaceous *Solanum indicum*[9].

Whereas considerable attention has focused on the theoretical aspects of template recognition, little is known about its proximate mechanisms[1,10,11]. Our behavioural data suggest that induced *M. sexta* larvae use indioside D to recognize their host plant. Evidence suggests that the lateral and medial sensilla styloconica on the mouthparts (Fig. 3a, b) of *M. sexta* have a key role in taste and food preferences[12–16]. To examine the role of these taste sensilla in host recognition, we recorded their electrophysiological responses to indioside D. The sensilla recordings were carried out on fifth instar larvae that were reared on either solanaceous foliage or wheat germ diet. Each recording electrode contained either control solu-

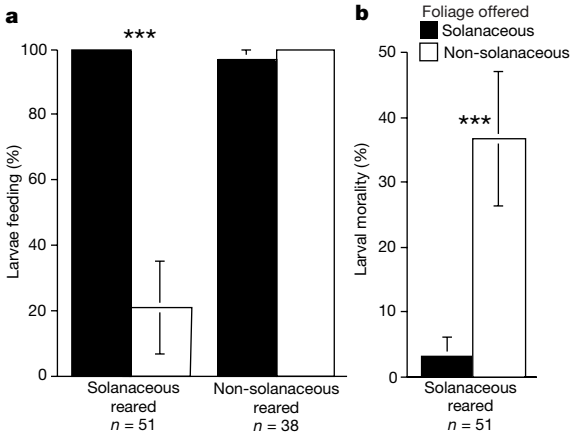

Figure 1 Host-restricted feeding behaviour is determined by dietary experience. **a**, Percentage of larvae feeding on foliage in no-choice tests, after a 24-h exposure to novel food item (Fisher's exact test). **b**, Percentage of larval mortality among solanaceous-reared larvae after a 96-h exposure to fresh foliage (Fisher's exact test). Error bars, 95% confidence interval. Triple asterisk, $P < 0.001$.

© 2001 Macmillan Magazines Ltd

THE ROYAL SOCIETY

Received 26 February 2003
Accepted 10 June 2003
Published online 11 August 2003

Climate and density shape population dynamics of a marine top predator

Christophe Barbraud* **and Henri Weimerskirch**

Centre d'Études Biologiques de Chizé, CNRS-UPR 1934, 79360 Villiers en Bois, France

Long-term studies have documented that climate fluctuations affect the dynamics of populations, but the relative influence of stochastic and density-dependent processes is still poorly understood and debated. Most studies have been conducted on terrestrial systems, and lacking are studies on marine systems explicitly integrating the fact that most populations live in seasonal environments and respond to regular or systematic environmental changes. We separated winter from summer mortality in a seabird population, the blue petrel *Halobaena caerulea*, in the southern Indian Ocean where the El Niño/Southern Oscillation effects occur with a 3–4-year lag. Seventy per cent of the mortality occurred in winter and was linked to climatic factors, being lower during anomalous warm events. The strength of density dependence was affected by climate, with population crashes occurring when poor conditions occurred at high densities. We found that an exceptionally long-lasting warming caused a *ca.* 40% decline of the population, suggesting that chronic climate change will strongly affect this top predator. These findings demonstrate that populations in marine systems are particularly susceptible to climate variation through complex interactions between seasonal mortality and density-dependent effects.

Keywords: blue petrel; climatic fluctuations; density dependence; density independence; seasonal survival

1. INTRODUCTION

Long-term studies have documented that climate fluctuations influence the dynamics of populations (McCarty 2001; Stenseth *et al.* 2002; Walther *et al.* 2002), but the underlying mechanisms, in particular the interaction between stochastic and density-dependent effects, are poorly understood and debated (Leirs *et al.* 1997). The majority of work exploring the influence of density-dependent and independent processes on vital rates and population dynamics has used either time-series analyses (e.g. Forchhammer *et al.* 1998; Grenfell *et al.* 1998), or analyses based on long-term detailed individual-based data. This second approach has detected important processes influencing population dynamics that time-series methodologies may have overlooked (Leirs *et al.* 1997; Saether *et al.* 2000; Coulson *et al.* 2001). However, the overwhelming majority of work using these approaches to shed light on the processes influencing population dynamics has been conducted on terrestrial populations (mammals: ungulates, rodents, carnivores; birds: passerines, waders; see Stenseth *et al.* (2002) and Walther *et al.* (2002) for recent reviews). Thus, there is a crucial need for studies on marine or coupled marine–terrestrial systems to permit the approach of a general insight on the relative roles of stochastic and density-dependent effects on populations. Such studies are especially needed if one wants to predict the response of oceanic ecosystems to climatic changes.

Disentangling the density-dependent and density-independent structure that interacts with the climatic signal requires understanding the poorly explored seasonal patterns of mortality. Most populations respond to regular or systematic environmental fluctuations because individuals are exposed to changes in resource abundance and face variable mortality risks during the different stages of the annual cycle (Fretwell 1972). In addition, season duration and climate may be differentially affected by climate warming (Houghton *et al.* 2001; Parkinson & Cavalieri 2002). However, quantitative studies that explicitly integrate seasonal variation in survival throughout the annual cycle when examining density and climate interactions are few (Sillett *et al.* 2000), reliable estimates of seasonal survival rates are rare (Gauthier *et al.* 2001) and non-existent, to our knowledge, for long-lived top predators in which population growth rate is mostly sensitive to changes in adult survival (Lebreton & Clobert 1991).

In this paper, the data used are long-term capture–recapture data from which are extracted survival, recruitment and population size in a seabird population to identify the period during which most of the mortality occurs, and to explore how density-independent processes (ocean climate fluctuations) interact with population density and affect the demographic parameters and the population dynamics of a marine top predator.

2. METHODS

(a) *Study population and life history*

Data came from a capture–recapture study on a population of blue petrels (*Halobaena caerulea*) on Kerguelen Islands between 1986 and 2001. The blue petrel, a small (190 g) long-lived seabird, breeds at only six sub-Antarctic islands (Warham 1990). It forages over oceanic waters and preys mainly on small crustaceans and fishes from Antarctic waters south of the Antarctic convergence (Cherel *et al.* 2002). Blue petrels remain between the Antarctic convergence and the northern limit of the pack ice throughout the year. The birds are burrowers. A single egg is laid in late October and the chick fledges in February. In mid-April the birds return to their burrows and stay about one

*Author for correspondence (barbraud@cebc.cnrs.fr).

© 2003 The Royal Society

month (Paulian 1953) before leaving the colony and dispersing at sea until the next breeding season. The study colony was located on Mayes Island, a 5 km² uninhabited island in the Kerguelen archipelago (48°38′ S, 68°38′ E), southern Indian Ocean. Each year, between 71 and 238 individually marked burrows, fitted with an observation window above the nest chamber, were inspected in early November (to search for occupied nest sites and record marked adults), and mid-April (to record marked adults returning to their burrows). Each year, new individuals found in studied burrows were marked.

(b) *Modelling survival, climate fluctuations and density dependence*

We estimated seasonal survival rates of adults from November 1986 to November 2001 ($k = 31$ occasions; 15 summers, 15 winters), using the Cormack–Jolly–Seber (CJS) model implemented in the MARK computer program (White & Burnham 1999). This method allows the estimation of unbiased capture and survival probabilities (Lebreton *et al.* 1992). Summer survival was defined as the probability of survival from November of year t to April of year $t + 1$, and subsequent winter survival as the probability of survival from April of year $t + 1$ to November of year $t + 1$.

(c) *Modelling survival*

A model with season and time dependence in both survival and capture probabilities ($\phi_{s(t)*w(t)}$, $p_{s(t)*w(t)}$, where ϕ is the survival probability, t the year, s and w for summer and winter indicate variation within seasons, and p the capture probability) was considered as a biological starting point. The fit of this model to the data was tested using the RELEASE software (Burnham *et al.* 1987). Because we detected dependence in sighting probabilities (see § 3a), we used the modification of the CJS model proposed by Pradel (1993) for trap dependence. Because of the seasonal nature of our dataset, we expected trap dependence over two occasions (1 year), so that the probability of observing an individual depended on whether or not it had been observed the year before in the same time interval. The non-significant component 2.Cm ($\chi^2(27) = 32.855$, $p = 0.202$) for the annual dataset indicated that trap dependence did not extend beyond 1 year. To model this, we used a model structure with 'three age classes' for resighting probability. The general model then becomes ($\phi_{s(t)*w(t)}$, $p_{s(t)*w(t)*m3}$), where m is Markovian dependence in sighting probability p.

Even when accounting for trap dependence in sighting probabilities, the tests from RELEASE still indicated a lack of fit (see § 3a). To account for that extra-binomial variation, we computed a conservative variance inflation factor, $\hat{c}$ (Lebreton *et al.* 1992), which is the ratio of the residual χ^2 goodness-of-fit tests of RELEASE (i.e. excluding the component 2.Ct, which is taken into account by the model with immediate trap dependence in p) on its residual degrees of freedom. Because we controlled for long-term trap dependence this should, in theory, reduce the $\hat{c}$ value. Because there is no simple goodness-of-fit test for such a model the previous $\hat{c}$ value was retained, and this makes our comparisons between models slightly more conservative (Gauthier *et al.* 2001).

Model selection was based on the estimation of an information-theoretic criterion as an estimate of expected relative Kullback–Leibler information (Burnham & Anderson 2002). The second-order approximation Akaike information criterion accounting for overdispersion (QAICc) was used to select the most parsimonious model. Models were ranked and scaled using respectively Δ_iQAICc and Akaike weights (w_i), and model inference was based on evidence ratios (w_i/w_j) following Burnham & Anderson (2002).

(d) *Estimating population size and recruitment rate*

Because mortality was very low during summer (see § 3b) the population was considered as closed, and population size estimates were obtained using the program CAPTURE (White *et al.* 1982). The model selection procedure of CAPTURE recommended model M_{tbh} (where the probability of capture is specific to each individual, varies from occasion to occasion, and depends on whether the individual has been previously captured) as an appropriate model for the data and for each secondary capture session. However, since no population size estimator is available for this model we used estimators of the next most complex model as ranked by the model selection procedure, which was model M_{bh} (where the probability of capture is specific to each individual and depends on whether the individual has been previously captured). The population size estimators obtained with model M_{bh} were a function of the number of monitored burrows ($r = 0.53$, $n = 15$, $p = 0.042$). Thus, we used the detrended population size estimators to estimate variations in the population size.

The recruitment rate of the population (defined as the number of new individuals in the population at time t per individual in the population at time $t - 1$) was obtained from capture–recapture data analysis using Pradel's models (Pradel 1996) implemented in program MARK. Because of the trap response, the approach of Pradel for estimating recruitment may not work well. We thus obtained a goodness-of-fit statistic for the standard CJS model (no trap response) and used the resulting variance inflation factor (4.7359) to increase recruitment rate variances.

(e) *Modelling climatic effects and density dependence*

Time variation in summer capture probability (November) was modelled as a function of sea-surface temperature anomalies (SSTA) south of Kerguelen as earlier studies have shown that SSTA directly affect the body condition of blue petrels (Guinet *et al.* 1998), and hence their propensity to breed (Chastel *et al.* 1995). The SSTA data derived from ship, buoy and satellite data (Reynolds & Smith 1994), were obtained from the Integrated Global Ocean Service System (IGOSS) at http://ingrid.ldgo.columbia.edu/SOURCES/.IGOSS/.nmc.

Time variation in winter survival was modelled as a function of the winter (from July to October) El Niño/Southern Oscillation Index (SOI) with 3- and 4-year lags, as portions of the SSTA associated with the SOI generated in the south Pacific Ocean follow the hemispheric course of the Antarctic Circumpolar Current and reach Kerguelen 3–4 years later (White & Peterson 1996; Xie *et al.* 2002). The SOI reflects a large-scale pattern of climate variability in the Southern Ocean and accounts for major variations in weather and sea-surface temperature (Philander 1990). In the southern Indian Ocean, the response includes a basin-wide increase of sea-surface temperatures and wind stress (Xie *et al.* 2002), which in turn negatively affect primary and presumably secondary productivity (Comiso *et al.* 1993; Pakhomov & McQuaid 1996). Because blue petrels and other marine top predators feed on crustaceans and fishes, these anomalies may affect directly or indirectly (via modification of the food web) their dynamics. The SOI was obtained

Table 1. Statistical capture–recapture models.
(Δ_i is the difference in QAICc between the lowest QAICc model and QAICc of model i; w_i the Akaike weights, and np the number of parameters estimated by MARK. * and + respectively denote models with and without interactions. $p_{s(SSTA)}$ indicates that summer recapture probability is a function of SSTA. (.) indicates no time effect.)

model	QAICc	Δ_i	w_i	np	deviance
1. $\phi_{s(.)\ w(SOI\text{-}3+SOI\text{-}4)*Nt\text{-}1}\ p_{s(SSTA)+w(t)+m3}$	3899.88	0.00	0.9831	23	1390.60
2. $\phi_{s(.)\ w(SOI\text{-}3+SOI\text{-}4)}\ p_{s(SSTA)+w(t)+m3}$	3909.31	9.42	0.0088	23	1400.02
3. $\phi_{s(.)\ w(SOI\text{-}3+SOI\text{-}4+Nt\text{-}1)}\ p_{s(SSTA)+w(t)+m3}$	3910.78	10.89	0.0042	24	1399.47
4. $\phi_{s(.)\ w(SOI\text{-}3)}\ p_{s(SSTA)+w(t)+m3}$	3911.06	11.18	0.0037	22	1403.81
5. $\phi_{s(.)\ w(SOI\text{-}4)}\ p_{s(SSTA)+w(t)+m3}$	3918.40	18.52	0.0001	22	1411.15
6. $\phi_{s(.)\ w(t)}\ p_{s(SSTA)+w(t)+m3}$	3921.19	21.31	0.0000	31	1395.64
7. $\phi_{s(t)*w(t)}\ p_{s(SSTA)+w(t)+m3}$	3924.00	24.12	0.0000	39	1380.06
8. $\phi_{s(t)*w(t)}\ p_{s(t)+w(t)+m3}$	3925.76	25.88	0.0000	38	1385.91
9. $\phi_{s(.)\ w(.)}\ p_{s(SSTA)+w(t)+m3}$	3927.63	27.74	0.0000	21	1420.37
10. $\phi_{s(t)*w(t)}\ p_{s(t)*w(t)*m3}$	3997.71	97.83	0.0000	107	1313.64

from the Bureau of Meteorology (Australia) at ftp://ftp.bom.gov.au/anon/home/ncc/www/sco/soi.

To test for the effects of SOI on survival, we examined a logit-linear relationship of survival with SOI:

$$\text{logit}\ \phi_{w(t)} = a + b \times \text{SOI}.$$

Density dependence on survival was incorporated in this logit-linear relationship without and with interactive effects with SOI, respectively, as

$$\text{logit}\ \phi_{w(t)} = a + b \times \text{SOI} + c \times N_{t-1}$$

and

$$\text{logit}\ \phi_{w(t)} = a + b \times \text{SOI} + c \times N_{t-1} + d \times \text{SOI} \times N_{t-1},$$

where N_{t-1} is the population size at time $t-1$. Thus, when an interactive effect between density and climate was incorporated in the model, climate affected the strength of density dependence.

In addition to the above models we also fitted the model proposed by Maynard-Smith & Slatkin (1973) (hereafter referred to as MS), and often used in similar studies for terrestrial populations:

$$\phi_{w(t)} = \frac{\phi_{w(O)}}{(1 + (N_{t-1}/K)^{\beta \times \text{SOI}})},$$

where N_{t-1} is the density of the population at time $t-1$, $\phi_{w(O)}$ is the maximum winter survival, K is a parameter closely related to the carrying capacity or the stable equilibrium density, and β is a parameter expressing the degree of density dependence (the larger it is the stronger is the degree of density dependence).

The proportion of variation in survival explained by the covariates, which is akin to r^2, was estimated using two methods. First, the random-effects models (available in MARK) permitted calculation of the proportion of process variance in survival explained by covariates as (Loison *et al.* 2002)

$$r^2 = 1 - \sigma^2_{cov}/\sigma^2_t,$$

where σ^2_{cov} and σ^2_t are respectively the variances in survival in the presence and in the absence of the relationship with the covariate. Second, we used the analysis of deviance (Skalski *et al.* 1993) to estimate the total variance in survival explained by the covariates, which is defined as (deviance(constant model)−deviance(covariate model))/(deviance(constant model) −deviance(time-dependent model)).

3. RESULTS

(a) *Goodness-of-fit tests*

The goodness-of-fit statistic of the general model ($\phi_{s(t)*w(t)}$, $p_{s(t)*w(t)}$) provided evidence of a lack of fit ($\chi^2(164) = 422.47$, $p < 0.001$). A large part of this χ^2 statistic was explained by Test 2.Ct ($\chi^2(25) = 97.297$, $p < 0.001$), and Test 2.Cm ($\chi^2(70) = 195.481$, $p < 0.001$), respectively indicating immediate and long-term trap dependence (trap happiness in this case) effects on capture. A goodness-of-fit test accounting for trap dependence on capture was calculated by considering only the components of Test 3 and Test 2.Cm but there was still evidence for a lack of fit ($\chi^2(139) = 325.173$, $p < 0.001$). To correct for this overdispersion, we used an inflation factor in the remaining analysis ($\hat{c} = 2.339$).

(b) *Seasonal variation in survival*

A model with only additive effects across years on the sighting probabilities (model 8) was preferred over the general model (model 10; table 1). As predicted, a model with an effect of SSTA in winter on the summer sighting probabilities (model 7) was preferred over model 8. A model where summer survival was constant across years (model 6) was preferred over model 7, but a model with constant winter survival was rejected (model 9). Winter survival varied across years and was on average lower (0.924, s.e. = 0.014) than summer survival (0.967, s.e. = 0.016) over the study period (figure 1*a*). Thus, most (*ca.* 70%) of the annual mortality occurred during the winter period.

(c) *Effect of climate and density*

Winter SOI with a 3-year lag (SOI-3) strongly affected winter survival (model 4 versus model 6; slope = 0.084, s.e. = 0.032; figure 1*b*), indicating that blue petrels survived less in winters during negative phases of the winter SOI, i.e. when sea-surface temperatures were warmer than average. There was an additive effect of SOI-4 (model 2 versus model 4; slope = 0.049, s.e. = 0.020 (there was no significant relationship between SOI-3 and SOI-4: Pearson $r = -0.062$, $p = 0.842$)), indicating the existence of prolonged effects of the SOI on oceanographic conditions off Kerguelen. Based on w_i values, the evidence ratio of model 2 versus model 6 was $w_2/w_6 = 442$, providing strong

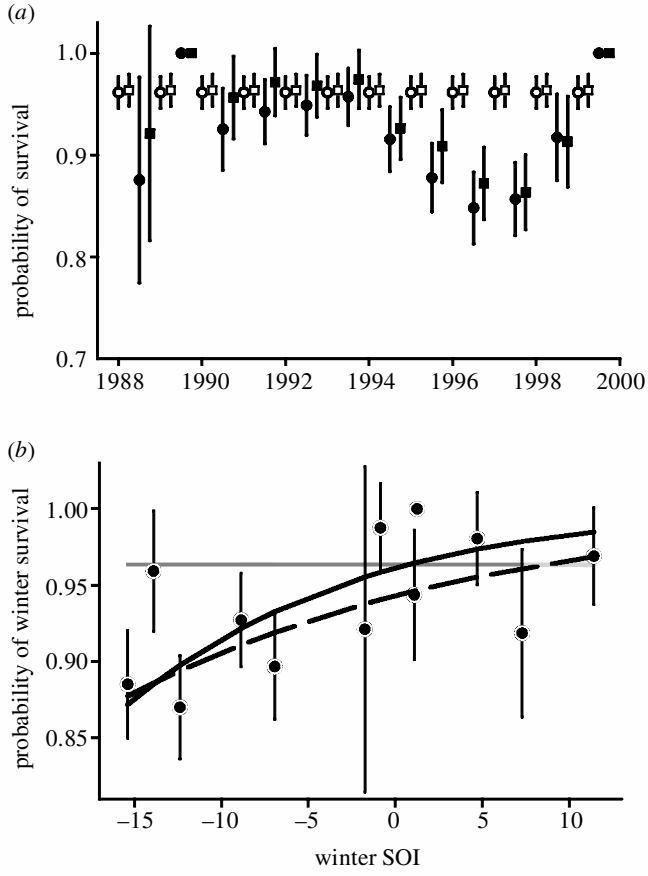

Figure 1. Adult survival of blue petrels. (*a*) The annual variations in summer (open symbols) and winter (filled symbols) survival estimated from model ($\phi_{s(.)\ w(t)}\ p_{s(SSTA)+w(t)+m3}$) (circles) and from model ($\phi_{s(.)\ w(t)}\ p_{s(t)+w(t)+m3}$) (squares), where summer survival is constant, winter survival is time dependent, summer recapture rate is respectively a function of winter SSTA and time, and winter recapture rate is time dependent. (*b*) The probability of winter survival plotted against the winter SOI with a 4-year lag (plain line) and the winter SOI with a 3-year lag (dashed line). Estimates are from models ($\phi_{s(.)\ w(SOI-3)}\ p_{s(SSTA)+w(t)+m3}$) and ($\phi_{s(.)\ w(SOI-4)}\ p_{s(SSTA)+w(t)+m3}$), respectively. The grey line indicates summer survival. Bars indicate ±1 s.e.

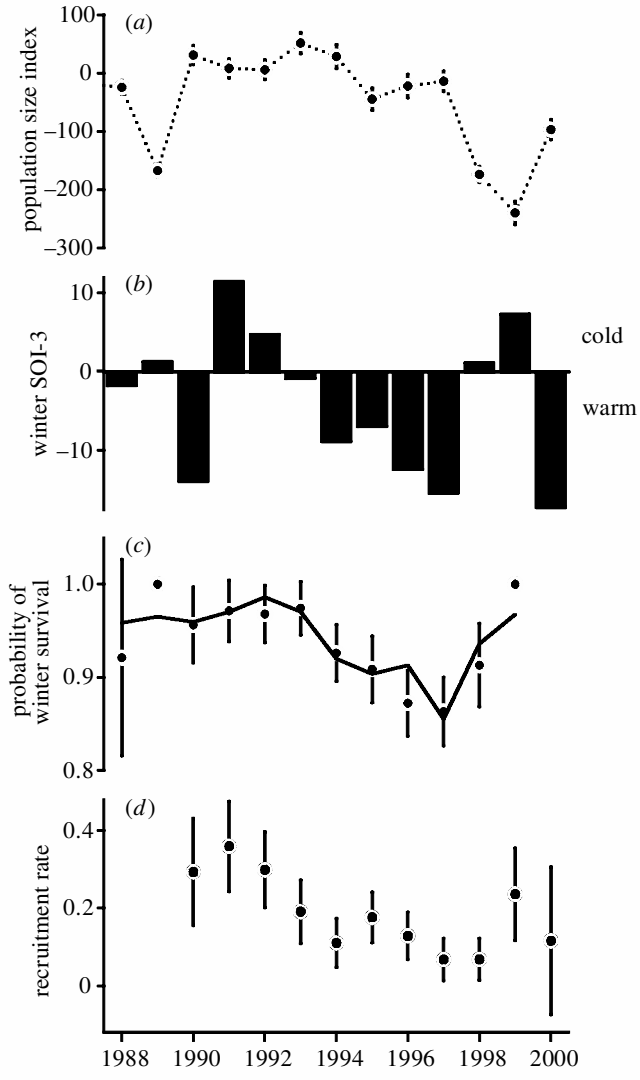

Figure 2. The annual variation of demographic parameters in the blue petrel and climatic parameters. (*a*) The population size index. (*b*) The winter SOI-3. (*c*) The probability of winter survival. The filled circles represent survival estimates from model ($\phi_{s(.)\ w(t)}\ p_{s(SSTA)+w(t)+m3}$). The solid line represents survival estimates predicted from the best-fit model ($\phi_{s(.)\ w(SOI-3+SOI-4)*Nt-1}\ p_{s(SSTA)+w(t)+m3}$). The last survival estimate is not identifiable and is not indicated on the figure. (*d*) The recruitment rate, estimated from a Pradel's model where survival, recapture and recruitment probabilities are all time dependent. Recruitment rates for the first 2 years (1988 and 1989) are not indicated as this corresponded to the beginning of the study when many birds were marked. Bars indicate ± 1 s.e.

evidence for an effect of SOI-3 and SOI-4 on winter survival.

The ecologically plausible model combining density-dependent and density-independent effects non-additively was the most parsimonious (model 1), and had a strong weight of evidence ($w_1 > 0.98$; evidence ratio versus the second best ranked model according to QAICc: $w_1/w_2 = 111$). Winter survival decreased at higher densities, particularly under poor oceanographic conditions (slopes for SOI-3 and SOI-4 with an interaction with density: −0.036, s.e. = 0.013, and −0.029, s.e. = 0.015, respectively). There was strong evidence that climate affected the strength of density dependence as suggested by the evidence ratio of model 1 versus model 3 ($w_1/w_4 = 232$). The evidence for the MS model was similar to the evidence for model 1 ($w_1/w_{MS} = 1.2$), i.e. both models were equivalent in describing the variability in the data ($\beta = 0.385$, s.e. = 0.138 for model MS). Model 1 explained 73.9% and 14.5% of the total and process variance in winter adult survival, respectively (figure 2*c*).

There was a major decrease (*ca.* 40%) of the population size following four consecutive years with high winter mortality associated with negative winter SOI (1994 to 1997; figure 2*a*,*b*). The recruitment rate decreased during positive winter SOI-3 conditions ($p = 0.026$; $r^2 = 0.35$; figure 2*d*), but was not density dependent ($p = 0.634$; $r^2 = 0.02$), indicating that fewer individuals were recruited in the population during warm events.

4. DISCUSSION

This study demonstrates that large-scale climatic fluctuations and density are key factors that influence winter

survival rates and the population dynamics of a marine top predator. The strength of density dependence was affected by climate. At low population densities, winter survival decreases when climatic conditions become unfavourable (negative SOI values and warm sea-surface temperatures), but remains sufficiently high (*ca.* 0.925) to avoid major population declines ($\lambda = 0.992$, based on a matrix population model (Caswell 2001) with seven age classes (age at first reproduction 4 years, juvenile survival rate 0.5, immature survival rate 0.88, fecundity 0.4)). When condition deteriorates at high population densities, winter survival declines dramatically through density-dependent effects (down to 0.865) and population crashes occur ($\lambda = 0.914$). Such combined effects have not, to our knowledge, previously been reported for a marine top predator. This suggests that both density and climatic fluctuations may affect populations in marine systems, as has been previously shown for terrestrial systems (Leirs *et al.* 1997; Coulson *et al.* 2001).

Competition acting mainly through lower food availability at sea during winter in the Southern Ocean (Comiso *et al.* 1993; Daly & Smith 1993; Moore & Abbott 2000) may be the mechanism leading to the association between survival rates and density. Blue petrels may have to compete for food resources with conspecifics or with individuals from species showing overlap in the resource needs such as *Pachyptila* sp. (Cherel *et al.* 2002). Warm sea-surface temperatures off Kerguelen in the winter are known to negatively affect zooplankton communities (Pakhomov & McQuaid 1996) and the body condition of blue petrels (Guinet *et al.* 1998). Blue petrels mainly forage on prey species living south of Kerguelen (ex: *Themisto gaudichaudii* and *Euphasia superba* (Cherel *et al.* 2002)), whose abundance is negatively affected by warm sea-surface temperatures (Marinovic *et al.* 2002). Our results thus suggest that survival variability may be mainly driven by abundance of resources.

Summer survival was relatively high and varied little between years. This result seems surprising because, as estimated, summer survival includes the costs of breeding and moulting. This is probably because breeding and moulting occur during a period when primary (phytoplankton) and secondary (zooplankton) productivities in the southern Indian Ocean are high (Daly & Smith 1993; Moore & Abbott 2000). In addition, the effect of the reproductive effort made during the summer might only appear during winter. For example, a late moult or a demanding breeding might result in a poor preparation for the winter and its subsequent effect on mortality. Thus, winter survival was the main determinant of annual survival. Although this is a common assumption in ecology, it has never been explicitly estimated previously for such a long-lived organism.

The study period was characterized by the occurrence of an exceptionally long-lasting warming of the southern Indian Ocean (1994–1997) corresponding (with a lag) to the longest record of successive negative SOI values (McPhaden 1993), that had probably profound effects on all components of the marine ecosystem (Jaksic 2001). The blue petrel population decreased dramatically following this long warming event. Our results suggest that populations of marine top predators are able to sustain short-term anomalous climatic events (for example by not breeding), but that long-lasting anomalies result in population crashes (see also Barbraud & Weimerskirch 2001). Probably, a chronic increase in sea-surface temperatures of the Southern Ocean would result in a population decrease of blue petrels but also in other marine top predators.

Special thanks to all the fieldworkers involved on Mayes Island in the monitoring programme of blue petrels. We thank Y. Cherel, O. Chastel, P. M. Thompson, N. C. Stenseth, and two anonymous referees for helpful comments on the manuscript, and D. Besson for data processing. This study was supported by the Institut Paul Emile Victor and by the Terres Australes et Antarctiques Françaises.

REFERENCES

Barbraud, C. & Weimerskirch, H. 2001 Emperor penguins and climate change. *Nature* **411**, 183–186.

Burnham, K. P. & Anderson, D. R. 2002 *Model selection and multimodel inference*. New York: Springer.

Burnham, K. P., Anderson, D. R. & White, G. C. 1987 Design and analysis methods for fish survival experiments based on release–recapture. *Am. Fish. Soc. Monogr.* **5**, 1–437.

Caswell, H. 2001 *Matrix population models*. Sunderland, MA: Sinauer.

Chastel, O., Weimerskirch, H. & Jouventin, P. 1995 Body condition and seabird reproductive performance: a study of three petrel species. *Ecology* **76**, 2240–2246.

Cherel, Y., Bocher, P., Trouvé, C. & Weimerskirch, H. 2002 Diet and feeding ecology of blue petrels *Halobaena caerulea* at Iles Kerguelen, Southern Indian Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **228**, 283–299.

Comiso, J. C., McClain, C. R., Sullivan, C. W., Ryan, J. P. & Leonard, C. L. 1993 Costal zone color scanner pigment concentrations in the southern ocean and relationships to geophysical surface features. *J. Geophys. Res.* **98**, 2419–2451.

Coulson, T., Catchpole, E. A., Albon, S. D., Morgan, B. J. T., Pemberton, J. M., Clutton-Brock, T. H., Crawley, M. J. & Grenfell, B. T. 2001 Age, sex, density, winter weather, and population crashes in Soay sheep. *Science* **292**, 1528–1531.

Daly, K. L. & Smith, W. O. 1993 Physical–biological interactions influencing marine plankton production. *A. Rev. Ecol. Syst.* **24**, 555–585.

Forchhammer, M. C., Stenseth, N. C., Post, E. & Langvatn, R. 1998 Population dynamics of Norwegian red deer: density-dependence and climatic variation. *Proc. R. Soc. Lond.* B **265**, 341–350. (DOI 10.1098/rspb.1998.0301.)

Fretwell, S. D. 1972 *Populations in a seasonal environment*. Princeton University Press.

Gauthier, G., Pradel, R., Menu, S. & Lebreton, J.-D. 2001 Seasonal survival of greater snow geese and effect of hunting under dependence in sighting probability. *Ecology* **82**, 3105–3119.

Grenfell, B. T., Wilson, K., Finkenstadt, B. F., Coulson, T. N., Murray, S., Albon, S. D., Pemberton, J. M., Clutton-Brock, T. H. & Crawley, M. J. 1998 Noise and determinism in synchronised sheep dynamics. *Nature* **394**, 674–677.

Guinet, C., Chastel, O., Koudil, M., Durbec, J.-P. & Jouventin, P. 1998 Effects of warm sea-surface temperature anomalies on the blue petrel at the Kerguelen Islands. *Proc. R. Soc. Lond.* B **265**, 1001–1006. (DOI 10.1098/rspb.1998.0390.)

Houghton, J. T., Ding, Y., Griggs, D. J., Noguer, M., Van der Linden, P. J., Dai, X., Maskell, K. & Johnson, C. A. 2001 *Climate change 2001: the scientific basis*. Cambridge University Press.

Jaksic, F. M. 2001 Ecological effects of El Niño in terrestrial ecosystems of western South America. *Ecography* **24**, 241–249.

Lebreton, J.-D. & Clobert, J. 1991 Bird population dynamics, management, and conservation: the role of mathematical modelling. In *Bird population dynamics, management, and conservation: the role of mathematical modeling* (ed. C. M. Perrins, J.-D. Lebreton & G. J. M. Hirons), pp. 105–125. Oxford University Press.

Lebreton, J.-D., Burnham, K. P., Clobert, J. & Anderson, D. R. 1992 Modelling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecol. Monogr.* **62**, 67–118.

Leirs, H., Stenseth, N. C., Nichols, J. D., Hines, J. E., Verhagen, R. & Verheyen, W. 1997 Stochastic seasonality and nonlinear density-dependent factors regulate population size in an African rodent. *Nature* **389**, 176–180.

Loison, A., Saether, B.-E., Jerstad, K. & Røstad, O. W. 2002 Disentangling the sources of variation in the survival of the European dipper. *J. Appl. Stat.* **29**, 289–304.

McCarty, J. P. 2001 Ecological consequences of recent climate change. *Consev. Biol.* **15**, 320–331.

McPhaden, M. J. 1993 TOGA–TAO and the 1991–93 El Niño-Southern Oscillation event. *Oceanography* **6**, 36–44.

Marinovic, B. B., Croll, D. A., Gong, N., Benson, S. R. & Chavez, F. P. 2002 Effects of the 1997–1999 El Niño and La Niña events on zooplankton abundance and euphausiid community composition within the Monterey Bay coastal upwelling system. *Progr. Oceanogr.* **54**, 265–277.

Maynard Smith, J. & Slatkin, M. 1973 The stability of predator–prey systems. *Ecology* **54**, 384–391.

Moore, J. K. & Abbott, M. R. 2000 Phytoplankton chlorophyll distribution and primary production in the Southern Ocean. *J. Geophys. Res.* **105**, 28 709–28 722.

Pakhomov, E. A. & McQuaid, C. D. 1996 Distribution of surface zooplankton and seabirds across the Southern Ocean. *Polar Biol.* **16**, 271–286.

Parkinson, C. L. & Cavalieri, D. J. 2002 A 21 year record of Arctic sea-ice extents and their regional, seasonal and monthly variability and trends. *Ann. Glaciol.* **34**, 441–446.

Paulian, P. 1953 Pinnipèdes, cétacés, oiseaux des Iles Kerguelen et Amsterdam. *Mem. Inst. Scient. Madagascar* **8**, 111–234.

Philander, S. G. 1990 *El Niño, La Niña, and the Southern Oscillation*. New York: Academic.

Pradel, R. 1993 Flexibility in survival analysis from recapture data: handling trap-dependence. In *Marked individuals in the study of bird population* (ed. J.-D. Lebreton & P. M. North), pp. 29–37. Basel, Switzerland: Birkhäuser.

Pradel, R. 1996 Utilization of capture–mark–recapture for the study of recruitment and population growth rate. *Biometrics* **52**, 703–709.

Reynolds, R. W. & Smith, T. M. 1994 Improved global sea-surface temperature analyses. *J. Climate* **7**, 929–948.

Saether, B.-E., Tufto, J., Engen, S., Jerstad, K., Røstad, O. W. & Skåtan, J. E. 2000 Population dynamical consequences of climate change for a small temperate songbird. *Science* **287**, 854–856.

Sillett, T. S., Holmes, R. T. & Sherry, T. W. 2000 Impacts of a global climate cycle on population dynamics of a migratory songbird. *Science* **288**, 2040–2042.

Skalski, J. R., Hoffmann, A. & Smith, S. G. 1993 Testing the significance of individual- and cohort-level covariates in animal survival studies. In *Marked individuals in the study of bird population* (ed. J.-D. Lebreton & P. M. North), pp. 9–28. Basel, Switzerland: Birkhäuser.

Stenseth, N. C., Mysterud, A., Ottersen, G., Hurrell, J. W., Chan, K.-S. & Lima, M. 2002 Ecological effects of climate fluctuations. *Science* **297**, 1292–1296.

Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T., Fromentin, J.-M., Hoegh-Guldberg, O. & Bairlein, F. 2002 Ecological responses to recent climate change. *Nature* **416**, 389–395.

Warham, J. 1990 *The petrels: their ecology and breeding systems*. London: Academic.

White, G. C. & Burnham, K. P. 1999 Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* Suppl. 1 **46**, S120–S139.

White, G. C., Anderson, D. R., Burnham, K. P. & Otis, D. L. 1982 Capture–recapture and removal methods for sampling closed populations. Report LA-8787-NERP, Los Alamos, USA.

White, W. B. & Peterson, R. G. 1996 An Antarctic circumpolar wave in surface pressure, wind, temperature and sea-ice extent. *Nature* **380**, 699–702.

Xie, S.-P., Annamalai, H., Schott, F. A. & McCreary Jr, J. P. 2002 Structure and mechanisms of South Indian Ocean climate variability. *J. Climate* **15**, 864–878.

Ecology, 86(3), 2005, pp. 682–692
© 2005 by the Ecological Society of America

ENVIRONMENTAL CONDITIONS AND BREEDING EXPERIENCE AFFECT COSTS OF REPRODUCTION IN BLUE PETRELS

CHRISTOPHE BARBRAUD[1] AND HENRI WEIMERSKIRCH

Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS UPR 1934, 79360 Villiers en Bois, France

Abstract. Using data from a 17-year study of individually marked Blue Petrels, we examined how survival and breeding probability varied with experience and breeding status, and looked for costs of first reproduction, taking into account environmental and individual variability. Using multistate capture–recapture models with four states (inexperienced nonbreeders, first-time breeders, experienced breeders, and experienced nonbreeders), we found that first-time breeders had a lower probability of surviving and breeding in the next year than experienced breeders. Survival of first-time breeders was lower than that of inexperienced nonbreeders, indicating a cost of first reproduction. Survival of inexperienced individuals (both breeders and nonbreeders), but not of experienced ones, was negatively affected by poor environmental oceanographic conditions. The costs of reproduction for first-time breeders were particularly marked during harsh weather conditions. Survival and the probability of breeding in the next year for experienced birds were higher for breeders than for nonbreeders. Similarly, the probability of breeding in the next year for first-time breeders was higher than for inexperienced nonbreeders. This suggests heterogeneity in quality among individuals. Experienced breeders had a higher body condition than first-time breeders and nonbreeders. Body condition did not affect the probability of surviving or breeding in the next year. These results can be interpreted in the light of a change in the proportion of individuals with different survival (selection hypothesis: low-quality individuals die sooner). The inferiority of first-time breeders may be linked to a higher proportion of lower-quality individuals in younger age classes. First reproduction may act as a filter, selecting individuals of higher quality. Sea surface height, reflecting food availability, is probably a key selective agent.

Key words: Blue Petrel; body condition; breeding probability; environmental stochasticity; experience; Halobaena caerulea; *multistate capture–recapture models; nonbreeding; reproductive cost; sea surface height; survival probability.*

INTRODUCTION

How do animals balance their investment in offspring against their own chances to survive and reproduce in the future? This life history trade-off, referred to as the cost of reproduction (Williams 1966), holds a central place in life history theory (Roff 1992, Stearns 1992, McNamara and Houston 1996). Because individuals can only acquire a limited amount of energy, reproduction and survival, as well as current and future reproduction, are considered as functions competing for the same resources. In this framework individuals may optimize life history decisions. If the reproductive effort in one year leads to a loss in future reproductive output through decreased adult survival or reduced fecundity, then the optimal effort in the current season is less than the effort that would maximize the number of offspring produced in that season (Charnov and Krebs 1974, Goodman 1974).

There are two major questions linked to the assessment of the costs of reproduction. (1) Does present reproductive effort have an adverse effect on future life history (survival or future reproduction)? (2) Are the costs of reproduction the same for the different phenotypes of the population? Theoretically, because nonbreeders avoid potential costs of reproduction, they are expected to have a higher survival and higher future breeding probability at the next occasion than breeders (prudent parent hypothesis; Goodman [1974], Drent and Daan [1980]). Secondly, several studies have shown an increase in survival and reproductive output with age, particularly after first reproduction, with first-time breeders having a lower probability of breeding successfully (Newton 1986, Reid et al. 2003), a higher probability of nonbreeding in the following year (Coulson and Thomas 1985, Weimerskirch 1990, Wooller et al. 1990, Viallefont et al. 1995*a*, *b*), and a lower survival or return rate than experienced individuals (Wooller et al. 1989, Promislow 1991, Chastel et al. 1995*a*, Clutton-Brock et al. 1996, Reid et al. 2003).

However, at least two kinds of factors are likely to confound the measurement of the costs of reproduction in the wild. First, phenotypic heterogeneity can mask or exacerbate individual allocation patterns when trends are averaged across a population (heterogeneity

Manuscript received 9 January 2004; revised 19 July 2004; accepted 23 August 2004. Corresponding Editor: J. R. Sauer.

[1] E-mail: barbraud@cebc.cnrs.fr

hypothesis; Vaupel and Yashin [1985], Nur [1988], Cam and Monnat [2000]). Evidence for individual heterogeneity in quality has led to the development of a state-dependent approach to life history theory to examine the costs of reproduction (Nur 1988, McNamara and Houston 1996). Two different processes can be distinguished within this heterogeneity hypothesis. The selection process, which operates at the population level, is based on a progressive change in the proportion of individuals with different survival: some individuals perform well in both reproduction and survival, whereas low-quality individuals die sooner, resulting in an age-related decrease in the proportion of lower quality individuals in cohorts (selection and recruitment hypotheses; Curio [1983], Forslund and Pärt [1995]). In contrast, the optimization process, which operates at the individual level, is based on the improvement in individual reproductive performances across young age classes due to cumulative experience (Nur 1984, Newton 1986, Bradley and Wooller 1991, Forslund and Pärt 1995). To date, the contributions of individual- vs. population-level processes to the variation in performance observed at the population level remains uncertain (Saether 1990, Forslund and Pärt 1995, Reid et al. 2003).

Second, there could be variations in resource availability affecting energy acquisition and allocation. Species often live in fluctuating environments, which may affect both reproductive performance and survival and may interact with the selection and individual processes just described (Boyce and Perrins 1987). Theoretical models examining the optimal phenotypic balance between reproduction and survival under variable breeding conditions have investigated the influence of environmental stochasticity on the cost of reproduction in birds (Erikstad et al. 1998, Orzack and Tuljapurkar 2001). For long-lived species with low fecundity, these models predict that, during poor breeding conditions, maximum fitness is achieved by not breeding at all, or by abandoning the offspring, and that when breeding conditions become favorable, the reproductive effort increases at the expense of survival. However, there is little empirical evidence supporting these theoretical models.

The purpose of this paper is to analyze simultaneously the influence of experience (first reproduction vs. subsequent breeding attempts) and of the differential effects of environmental variation (linked to resource availability) on survival and future breeding probability, which rarely has been done. We address the question of the costs of reproduction in a long-lived species of seabird that has delayed maturation: the Blue Petrel (*Halobaena caerulea*).

Our first objective is to test the hypothesis of an effect of experience on survival and on the probability of breeding in the following occasion. We examine possible covariation between survival and future reproduction, taking experience into account. Previous studies on the Blue Petrel have shown that individuals with no breeding experience are in poorer body condition, are less likely to breed, and have a lower breeding success than experienced breeders (Chastel et al. 1995*b*). Consequently, we predict that inexperienced breeders will exhibit lower survival and probability of breeding than experienced breeders, i.e., inexperienced breeders pay immediate and future costs of reproduction. Our second objective is to examine whether environmental variation affects the costs of reproduction. Based on theoretical models, we predict that under poor environmental conditions (i.e., low resource availability), the costs of reproduction will be greater, particularly for inexperienced breeders. Our third objective is to draw inference about consequences of nonbreeding by testing for an effect of reproductive activity on survival and the probability of breeding in the next year. Again, we examine the effect of environmental conditions on survival probability and future breeding probability of nonbreeders, with the prediction that inexperienced nonbreeders should be more affected than experienced nonbreeders. Finally, we examine the effect of state-dependent body condition on survival and breeding probabilities. Based on previous findings for the Blue Petrel (Chastel et al. 1995*a*, *b*), we make the prediction that breeding probability will increase with increasing body condition.

Methods

Study species, field methods, and data selection

The Blue Petrel is a small (190-g) long-lived seabird breeding at six subantarctic islands (Warham 1990). It forages over oceanic waters and preys mainly on small crustaceans and fishes from antarctic waters south of the Antarctic convergence (Cherel et al. 2002). Blue Petrels remain between the Antarctic convergence and the northern limit of the pack ice throughout the year. The birds are burrowers and start frequenting the breeding colonies in September. A single egg is laid in late October and the chick fledges in early February.

Data were collected on Mayes Island, a 5-km uninhabited island in the Kerguelen archipelago (48°38′ S, 68°38′ E), Indian Ocean, from 1986 to 2001. Each year, between 71 and 238 individually marked burrows, fitted with an observation window above the nest chamber, were inspected from early-to-mid November just after laying to check for eggs and to record marked adults, and in late January just before fledging. Each year, new individuals found in monitored burrows were marked with stainless steel bands. Birds were captured by hand in their burrows, marked, measured, weighed, and replaced in their burrow. Handling time usually took less than 2–3 minutes. Bands for which numbers had started to wear off were replaced to avoid band loss. The breeding status of marked birds resighted at each sampling period was determined. Individuals were considered as breeders if they laid an egg or raised a

chick. Individuals never observed with an egg or a chick were considered as nonbreeders. These birds were occupying the burrows alone or in pairs, sometimes showing courtship behavior. Given that the first sampling period occurred just after laying, it is very unlikely that nonbreeders represented failed breeders. The number of nests monitored in the study colony increased between 1985 and 1990 and then stabilized at 200 nests. Thus, new individuals that entered the capture–recapture study between 1985 and 1990 may have bred previously; only data collected from 1992 onward were retained for the analyses. Using this restricted data set, we classified new individuals that were observed for the first time in the monitored nests as either nonbreeders that had never previously bred or as first-time breeders, depending on their breeding status the first time they were observed. The data consisted of capture–recapture histories from 1100 individuals, starting at first observation, either as nonbreeders that had never previously bred or as first-time breeders. Among these, 431 individuals bred at least once between 1992 and 2001.

Statistical methods

Data were analyzed using multistate capture–recapture models (Brownie et al. 1993, Schwarz et al. 1993). These models include three kinds of parameters (Nichols et al. 1994): recapture probability p_t^r, defined as the probability that a bird is resighted at time t in state r, given that it is alive and present at time t; survival probability S_t^r, defined as the probability that a bird in state r at time t survives until time $t + 1$; and conditional transition probability ψ_t^{rs}, defined as the probability that a bird in state r at time t is in state s at time $t + 1$, given that the individual survived from time t to time $t + 1$. Nichols et al. (1994) generalized the concept of individual states, and described a statistical method for estimation of time- and state-specific survival and recapture probabilities and time-specific transition probabilities between states. This method permits one to address the influence of experience on survival and the probability of breeding in the following year. The effect of external covariates on survival and transition parameters can be taken into account (Nichols and Kendall 1995). The most general model that we started with was the conditional Arnason-Schwarz model (Schwarz et al. 1993). We used the following notation for states: 1, inexperienced nonbreeder, for an individual that had never bred previously; 2, first-time breeder, for an individual breeding for the first time; 3, experienced breeder, for an individual with at least one previous breeding attempt; and 4, experienced nonbreeder, for a nonbreeding individual with at least one previous breeding attempt.

In our case, some transition probabilities are unidirectional. Once an individual has been a first-time breeder, it remains an experienced breeder or an experienced nonbreeder for the rest of its life. Thus, transition probabilities from state 2 to 2 and 1 are fixed at 0. Similarly, experienced individuals cannot return to states 1 or 2. Transition probabilities from state 3 and 4 to states 1 and 2 are thus fixed at 0. Experienced individuals must be first-time breeders before becoming experienced breeders or nonbreeders, and transition probabilities from state 1 to states 3 and 4 are fixed at 0. Finally, because there is no recapture probability for first-time breeders, we set the recapture probabilities equal for first-time and experienced breeders. Using matrix notation, the parameters just defined can be summarized in matrices of survival, transition, and recapture probabilities:

$$\mathbf{S}_t = \begin{pmatrix} S_t^1 \\ S_t^2 \\ S_t^3 \\ S_t^4 \end{pmatrix} \qquad \mathbf{\Psi}_t = \begin{pmatrix} \psi_t^{11} & \psi_t^{12} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \psi_t^{23} & \psi_t^{24} \\ 0 & 0 & \psi_t^{33} & \psi_t^{34} \\ 0 & 0 & \psi_t^{43} & \psi_t^{44} \end{pmatrix}$$

$$\mathbf{P}_t = \begin{pmatrix} p_t^1 \\ p_t^3 \\ p_t^3 \\ p_t^4 \end{pmatrix}.$$

This most general model was denoted as $(S_t^r, p_t^r, \psi_t^{rs})$. Preliminary analysis using this approach indicated that the estimated recapture probability for breeders was extremely close to 1.0, suggesting that it is very unlikely that fieldworkers missed first-time breeders established in the study colony.

Because breeding starts at the end of the calendar year and ends at the beginning of the next calendar year, survival, recapture, and transition probabilities were defined (see next section) from the first capture session during the 1991–1992 breeding season.

Environmental and individual covariates

We examined the effect of two covariates that were suspected to affect survival and breeding probabilities: sea surface height (representing oceanographic conditions at a regional scale) and body mass of birds during breeding. Compared to sea surface temperature, sea surface height has the advantage of integrating three-dimensional oceanographic variations.

We used the change in sea surface height (SSH) between January and October of year t ($\Delta SSH = SSH_{Jan} - SSH_{Oct}$) as a covariate for adult survival in year t and state transition probabilities between year t and $t + 1$, because we have shown in a previous study that most of the annual adult mortality occurred outside the breeding period (Barbraud and Weimerskirch 2003). This allowed us to avoid the recapture period. We assumed that this SSH gradient was a better indicator of the changes in oceanographic conditions during winter than single monthly SSH values, because it has been shown that abrupt changes in SSH may correspond to large-scale climate changes (Park 2001). SSH was used

as a regional indicator of biophysical oceanographic conditions around the Kerguelen Islands. Oceanic phytoplankton and zooplankton productivity in the Southern Ocean is primarily limited by light and nutrients (phosphate, nitrate, silicate, and iron), and is affected by vertical mixing processes that deliver nutrients to the surface (Lewis et al. 1986, Uz et al. 2001). Primary productivity is impacted by the depth of the thermocline, a shallower thermocline increases the vertical flux of nutrients to the surface. Because an increase in SSH reflects an increase in the thermocline depth, SSH values are negatively correlated with the primary productivity at a global scale, but also in the Kerguelen region (Le Quéré et al. 2002, Wilson and Adamec 2002). SSH was thus used as a proxy, because data on primary productivity, prey availability, or thermocline depths are temporally short or scarce. The Blue Petrel is a macrozooplankton and micronekton feeder, with crustaceans and fish forming the bulk of its food (Cherel et al. 2002); thus, SSH variations may indirectly affect, through the food web, food availability for Blue Petrels and, hence, their survival and reproductive success. SSH were obtained from the TOPEX/Poseidon (T/P) altimeter satellite (launched in August 1992; joint mission of NASA/CNES) measurements at the CLIOKER 1 station (50°46′ S, 68°52′ E) south of the Kerguelen archipelago (Topex information available online).[2] SSH data are obtained by removing the tidal and meteorological (wind and pressure) effects on sea level. Initial data were low-pass-filtered at 365 days so as to eliminate seasonal variability and to obtain the interannual variations (Park 2001).

Each year when burrows were checked to determine the breeding status of occupying birds, individuals were captured and weighed to the nearest 2 g with a 300-g Pesola scale. For each year, an average body mass was calculated for each breeding state. Body mass was considered as a surrogate of physical body condition (i.e., the amount of body reserves) because structural measurements of body size such as culmen, tarsus, or wing length were not correlated with body mass (Pearson's correlation coefficients: $r = 0.081$, $P = 0.276$ for culmen; $r = 0.087$, $P = 0.387$ for tarsus; $r = 0.121$, $P = 0.035$ for wing; all P's Bonferroni corrected, $n = 523$ birds). The effects of experience, breeding state, and year on changes in body mass were tested using a mixed-model ANOVA with the maximum likelihood method (procedure MIXED, SAS version 8.02; SAS Institute 1999). Because some individuals were weighed on several occasions, ''individual'' was declared as a random effect.

Covariates were tested through ultrastructural models in which survival probability is a function of SSH and/or body mass, following a linear-logistic function (Clobert and Lebreton 1985):

$$\text{logit}(\phi) = \log\left[\frac{\phi}{(1-\phi)}\right] = \alpha + \beta \times \text{covariate}.$$

Here α is the intercept parameter and β is a slope parameter. The confidence intervals around β provide evidence of an effect. We concluded that covariates had an effect when their 95% confidence intervals did not include 0. The percentage of explained variation in survival of the full model that is explained by a covariate (r^2) was estimated based on the ratio of differences in relative deviance (Dev) of constant, covariate- and time-dependent models (Schemper 1990):

$$r^2_{\text{QDdev}} = \frac{\text{Dev(covariate)} - \text{Dev(constant)}}{\text{Dev}(t) - \text{Dev(constant)}}.$$

Here covariate, t, and constant are the covariate-dependent, time-dependent, and constant survival rates, other things being equal.

Model selection and goodness of fit

Our selection of models for estimation was based on model goodness-of-fit (GOF) tests and a second-order Akaike's Information Criterion, which is a small-sample bias adjustment (AIC_c; Burnham and Anderson 2002). The GOF test of the most general model was performed to determine whether this model provided an adequate description of the data. AIC_c selects the model that is best in terms of both parsimony and quality of fit to the data. The model in which AIC_c is minimized is selected as best for describing the data. Evidence for each of the alternative models was evaluated using change in AIC_c, calculated as $\Delta_i AIC_c$ (Δ_i) values (Anderson et al. 2000). As a general guideline, Δ_i values >2 are a good indication that the model with the lower AIC_c is preferable, whereas Δ_i values <2 indicate that models are fairly similar in their abilities to describe the data (Lebreton et al. 1992). The likelihood of a model, given the data, was estimated with a likelihood-based inference approach with AIC_c weights (w_i) calculated following Anderson et al. (2000):

$$w_i = \frac{\exp\left(-\frac{1}{2}\Delta_i\right)}{\sum_{r=1}^{R}\exp\left(-\frac{1}{2}\Delta_r\right)}.$$

Here, for a set of R models, Δ_i is the AIC_c difference between model i and the lowest AIC_c model. The relative likelihood of model i vs. j is w_i/w_j.

To verify whether our most general model (S_t^r, p_t^r, ψ_t^{rs}) reasonably fits the data, we used a GOF test recently made available for multistate mark–recapture models (Pradel et al. 2003). We used program U-Care (Choquet et al. 2003*a*) to assess the fit of our general model. Because we detected significant lack of fit (see *Results: Goodness-of-fit tests*), we calculated a variance inflation factor ($\hat{c}$) to account for that extra-binomial variation. The inflation factor was calculated as the

[2] ⟨http://topex-www.jpl.nasa.gov⟩

TABLE 1. Selection among models of state-dependent survival probability (S), recapture probability (p) and transition probability (ψ) on Blue Petrels at Kerguelen Islands.

Model	np	Dev	$QAIC_c$	Δ_i	w_i
Modeling capture probabilities					
$(S_t^r, p_t^r, \psi_t^{rs})$	90	6699.851	5345.051	89.957	0.000
$(S_t^r, p_t, \psi_t^{rs})$	76	7076.431	5604.819	349.725	0.000
$(S_t^r, p_t^{14}, \psi_t^{rs})$	85	6699.851	5334.246	79.152	0.000
$(S_t^r, p_{t+}^{14}, \psi_t^{rs})$	78	6709.016	5326.256	71.162	0.000
$(S_t^r, p^r, \psi_t^{rs})$	71	6743.980	5338.221	83.127	0.000
Modeling survival probabilities					
$(S_t, p_{t+}^{14}, \psi_t^{rs})$	52	6745.725	5299.446	44.352	0.000
$(S, p_{t+}^{14}, \psi_t^{rs})$	46	6762.701	5299.986	44.892	0.000
$(S_{t+}^r, p_{t+}^{14}, \psi_t^{rs})$	56	6730.239	5295.915	40.821	0.000
$(S_{t+}^{2=3}, p_{t+}^{14}, \psi_t^{rs})$	55	6745.239	5305.362	50.268	0.000
$(S_{t+}^{1=2}, p_{t+}^{14}, \psi_t^{rs})$	55	6733.866	5296.606	41.512	0.000
$(S_{t+}^{3=4}, p_{t+}^{14}, \psi_t^{rs})$	55	6736.230	5298.426	43.332	0.000
Modeling transition probabilities					
$(S_{t+}^r, p_{t+}^{14}, \psi^{rs})$	27	6863.572	5338.395	83.301	0.000
$(S_{t+}^r, p_{t+}^{14}, \psi_t)$	31	7580.973	5898.874	643.780	0.000
$(S_{t+}^r, p_{t+}^{14}, \psi_{t+}^{rs})$	34	6749.806	5265.198	10.104	0.006
$(S_{t+}^r, p_{t+}^{14}, \psi_{t+}^{24=34})$	34	6756.545	5270.385	15.291	0.000
$(S_{t+}^r, p_{t+}^{14}, \psi_{t+}^{11=24})$	35	6826.792	5326.525	71.431	0.000
$(S_{t+}^r, p_{t+}^{14}, \psi_{t+}^{34=44})$	35	6776.181	5287.563	32.469	0.000
Modeling covariates					
$(S_{\Delta SSH}^r, p_{t+}^{14}, \psi_{t+}^{rs})$	32	6742.031	5255.094	0	0.964
$(S_{mass}^r, p_{t+}^{14}, \psi_{t+}^{rs})$	32	6753.940	5264.262	9.168	0.010
$(S_{\Delta SSH+mass}^r, p_{t+}^{14}, \psi_{t+}^{rs})$	37	6738.805	5262.919	7.825	0.020
$(S_{\Delta SSH}^r, p_{t+}^{14}, \psi_{\Delta SSH}^{rs})$	25	7033.339	5464.993	209.899	0.000
$(S_{\Delta SSH}^r, p_{t+}^{14}, \psi_{mass}^{rs})$	25	6866.492	5336.550	81.456	0.000

Notes: Model subscripts include: ΔSSH, variation in sea surface height; mass, body mass; *t*, a year effect with interaction; *t*+, an additive effect of year (i.e., no interaction). Model superscripts include: *r* and *s*, state-specific parameters; 1, inexperienced nonbreeders; 2, first-time breeders; 3, experienced breeders; 4, experienced nonbreeders. Abbreviation are: np, number of parameters; Dev, relative deviance; $QAIC_c$, Akaïke Information criterion corrected for $\hat{c}$; Δ_i, the $QAIC_c$ difference between the current and lowest $QAIC_c$ model; w_i, the current model weight.

GOF statistic for our global model divided by the degrees of freedom of the model (Pradel et al. 2003). With the inflation factor, the AIC_c becomes the quasi-likelihood AIC_c ($QAIC_c$, Lebreton et al. 1992). We used program M-SURGE (Choquet et al. 2003*b*) for model selection and parameter estimation.

RESULTS

Goodness-of-fit tests

The GOF test of our general model indicated a lack of fit (Test3G + TestM + LRT: $\chi^2 = 223.49$, df = 172, $P = 0.005$). The relatively small value of the variance inflation factor from the global test ($\hat{c} = 1.299$) was compatible with overdispersed data. To correct for overdispersion, we used $\hat{c} = 1.299$ in the remaining analysis.

Effect of time, breeding activity, and experience

Recapture probabilities.—We first examined whether recapture probabilities varied with state. A model with no state effect on p (Table 1; $[S_t^r, p_t, \psi_t^{rs}]$) was not preferred to the general model ($S_t^r, p_t^r, \psi_t^{rs}$). Because nests were checked two to three times during the incubation period to ensure that both partners who alternate incubation shifts were identified, we suspected that the recapture probabilities of breeders were high and constant. A model with capture rates constant over time for breeders and varying for nonbreeders ($S_t^r, p_t^{14}, \psi_t^{rs}$)was much better in terms of $QAIC_c$ than the general model ($S_t^r, p_t^r, \psi_t^{rs}$). Recapture probability for breeders was close to 1.0 (0.999; deviance profile confidence interval: 0.984–1.000). A model in which temporal variations of recapture probabilities of experienced nonbreeders and of inexperienced nonbreeders were parallel on a logit scale ($S_t^r, p_{t+}^{14}, \psi_t^{rs}$) was preferred over a model with an interaction between state and year ($S_t^r, p_t^{14}, \psi_t^{rs}$) or a model with no year effect (S_t^r, p^r, ψ_t^{rs}). This indicated that recapture probabilities of inexperienced and experienced nonbreeders varied synchronously over time. For all remaining models, recapture probabilities were modeled as in model ($S_t^r, p_{t+}^{14}, \psi_t^{rs}$).

For nonbreeders, there was an effect of experience on recapture probabilities, because experienced individuals had higher recapture probabilities than inexperienced ones in all years ($\hat{p}^4 = 0.527 \pm 0.032$ and $\hat{p}^1 = 0.364 \pm 0.019$ from model $[S_t^r, p^{14}, \psi_t^{rs}]$). Estimated probabilities of recapture increased until 1996 for experienced birds, whereas they remained constant for

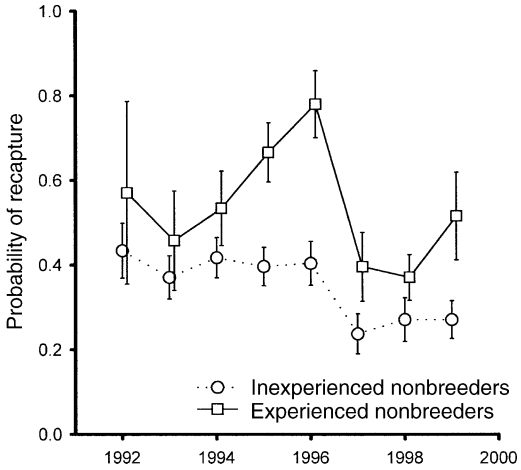

FIG. 1. Estimates (±1 SE) of recapture probability of inexperienced and experienced nonbreeders, 1992–1999 (no estimates are available for the first year of the study because there were no experienced individuals) under model (S_t^r, p_t^{14}, ψ_t^{rs}). Because of identifiability problems, no estimate is available for the year 2000.

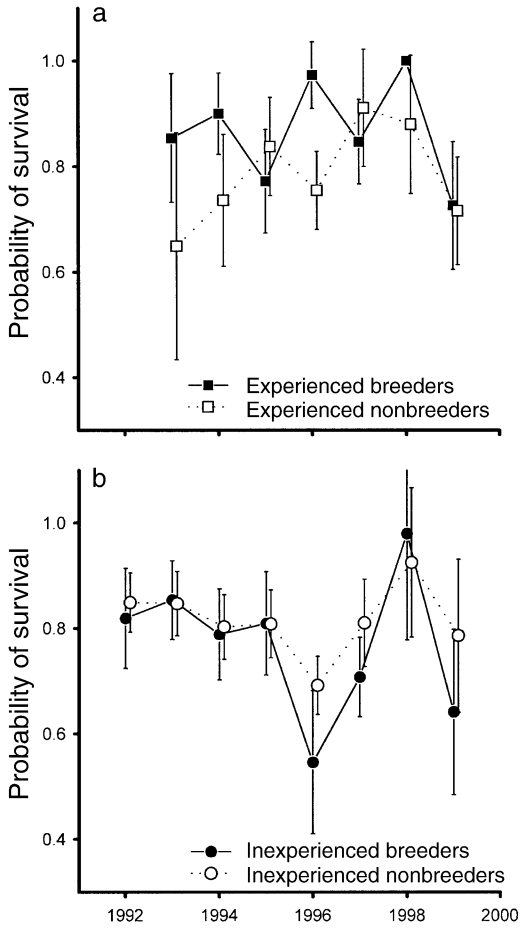

FIG. 2. Estimates (±1 SE) of survival probability of (a) experienced breeders and nonbreeders (no estimates are available for the first year of the study because there were no experienced individuals), and (b) inexperienced breeders and nonbreeders under model (S_t^r, p_t^{14}, ψ_t^{rs}). Because of identifiability problems no estimate is available for 2000.

inexperienced birds (Fig. 1). For nonbreeders, recapture probabilities sharply decreased in 1997 (Fig. 1).

Survival probabilities.—Examination of the variation in survival suggested, at first sight, that survival did not vary with state because models with equal survival across states (Table 1; [S_t, p_{t+}^{14}, ψ_t^{rs}] and [S, p_{t+}^{14}, ψ_t^{rs}]) were preferred over model (S_t^r, p_{t+}^{14}, ψ_t^{rs}). However, a model in which temporal variations of survival probabilities of the four states were parallel on a logit scale (S_{t+}^r, p_{t+}^{14}, ψ_t^{rs}) was preferred. This indicated that survival probabilities of all states varied over time (Fig. 2) and that the variations were synchronous, suggesting that a common external factor affected survival.

Model (S_{t+}^r, p_{t+}^{14}, ψ_t^{rs}) was again preferred over a model with equal survival in experienced and inexperienced breeders ($S_{t+}^{2=3}$, p_{t+}^{14}, ψ_t^{rs}), or a model with equal survival in inexperienced nonbreeders and first-time breeders ($S_{t+}^{1=2}$, p_{t+}^{14}, ψ_t^{rs}), or a model with equal survival in experienced nonbreeders and experienced breeders ($S_{t+}^{3=4}$, p_{t+}^{14}, ψ_t^{rs}). Mean survival probabilities estimates indicated that first-time breeders had the lowest survival probabilities (Table 2). Survival estimates from (S_{t+}^r, p_{t+}^{14}, ψ_t^{rs}) indicated that survival of first-time breeders was particularly low in 1996, 1997, and 1999 (Fig. 2).

State transition probabilities.—Models in which transition probabilities only depend on state (Table 1; [S_{t+}^r, p_{t+}^{14}, ψ^{rs}]) or time (S_{t+}^r, p_{t+}^{14}, ψ_t), were not preferred over model (S_{t+}^r, p_{t+}^{14}, ψ_t^{rs}). A model (S_{t+}^r, p_{t+}^{14}, ψ_{t+}^{rs}) with an additive effect of state and time for breeding transition probabilities was preferred over model (S_{t+}^r, p_{t+}^{14}, ψ_t^{rs}). There was strong evidence for a difference between breeding transition probabilities of first-time

TABLE 2. Mean parameter estimates for survival and breeding transition probabilities for Blue Petrels at Kerguelen Islands.

State in year t	Survival to $t + 1$		Breeding at $t + 1$		Nonbreeding at $t + 1$	
	Mean	1 SE	Mean	1 SE	Mean	1 SE
Inexperienced nonbreeder	0.815	0.044	0.135	0.022	0.865	0.022
First-time breeder	0.750	0.060	0.381	0.050	0.619	0.050
Experienced breeder	0.896	0.043	0.500	0.055	0.500	0.055
Experienced nonbreeder	0.821	0.047	0.317	0.047	0.683	0.047

Note: Survival probability estimates were obtained from model (S_{t+}^r, p_{t+}^{14}, ψ_{t+}^{rs}).

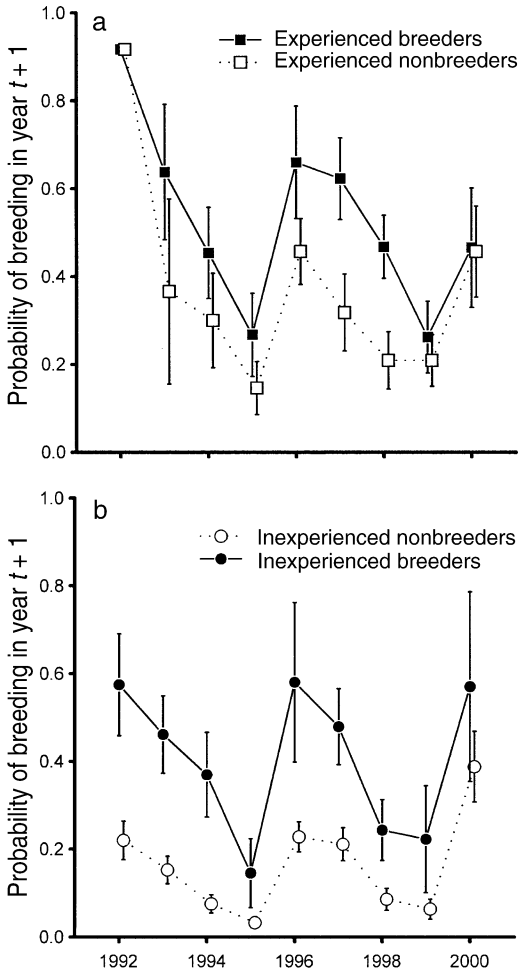

FIG. 3. Estimates (±1 SE) of state transition probability for (a) experienced breeders and nonbreeders in year t (no estimates are available for the first year of the study because there were no experienced individuals), and (b) inexperienced breeders and nonbreeders in year t under model (S^r_{t+}, p^{14}_{t+}, ψ^{rs}_t). Because of identifiability problems, no estimate is available for 2000.

breeders and experienced breeders, because a model in which first-time and experienced breeders had equal probabilities of nonbreeding in the following year was rejected (S^r_{t+}, p^{14}_{t+}, $\psi^{24=34}_t$). First-time breeders had a lower probability of breeding in the following year than experienced breeders (Fig. 3). There was also strong evidence for a difference between breeding transition probabilities of inexperienced nonbreeders and first-time breeders ([S^r_{t+}, p^{14}_{t+}, ψ^{rs}_{t+}] vs. [S^r_{t+}, p^{14}_{t+}, $\psi^{11=24}_t$]). Inexperienced nonbreeders had a lower probability of breeding in the following year than first-time breeders (Table 2). Similarly, a model (S^r_{t+}, p^{14}_{t+}, $\psi^{34=44}_{t+}$) in which experienced breeders and experienced nonbreeders had equal probabilities of nonbreeding in the following year was rejected, and experienced breeders had a higher probability of breeding in the following year than experienced nonbreeders (Table 2).

Environmental and individual effects

From 1992 to 2000, the ΔSSH ranged from −30 mm to 41 mm. Plotting the annual survival of first-time breeders and inexperienced nonbreeders against ΔSSH showed an inverse relationship (Fig. 4), suggesting that mortality of inexperienced Blue Petrels increased when environmental conditions deteriorated. There was no apparent relationship between the survival of experienced breeders and nonbreeders and ΔSSH (Fig. 4). To formally test these relationships, we tested a model in which state survival probabilities were a function of ΔSSH (Table 1; [$S^r_{\Delta\ SSH}$, p^{14}_{t+}, ψ^{rs}_{t+}]), which was preferred over model (S^r_{t+}, p^{14}_{t+}, ψ^{rs}_{t+}) by a wide margin of $QAIC_c$

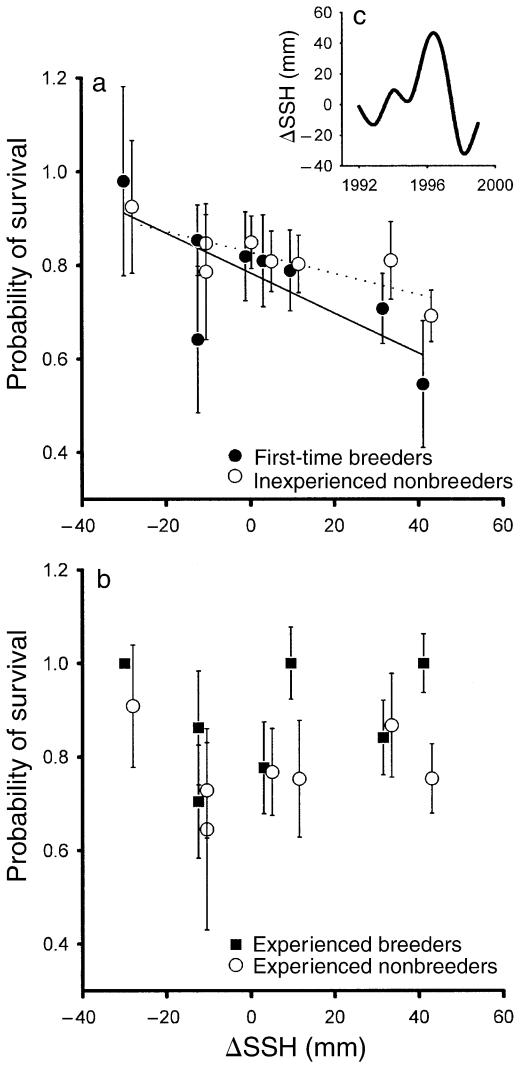

FIG. 4. Relationships between the survival probability in year t and variation in sea surface height (SSH) between January and October of year t for (a) first-time breeders and inexperienced nonbreeders, and (b) experienced breeders and experienced nonbreeders. Survival estimates (±1 SE) were obtained from model (S^r_t, p^{14}_{t+}, ψ^{rs}_{t+}). Inset (c) shows the variation in SSH between January and October as a function of year.

TABLE 3. Estimation of the slope of the relationship between variation in sea surface height (ΔSSH) and annual survival in Blue Petrels at Kerguelen Islands.

Breeding state	Slope	1 SE	95% CI
Inexperienced nonbreeders	−0.0159	0.0049	−0.0255, −0.0062
First-time breeders	−0.0256	0.0074	−0.0401, −0.0111
Experienced breeders	0.0002	0.0081	−0.0156, 0.0160
Experienced nonbreeders	−0.0091	0.0071	−0.0294, 0.0047

Note: Estimates are from model ($S^r_{\Delta SSH}$, p^{14}_{t+}, ψ^{rs}_{t+}).

($\Delta QAIC_c = 10.104$). For first-time breeders and inexperienced nonbreeders, the slope of the relationship was negative, with 95% confidence intervals excluding zero (Table 3). The $|\beta|$ tended to be higher for first-time breeders (although the confidence intervals showed some overlap), perhaps indicating that they might be more sensitive to variations in ΔSSH than nonbreeders. For experienced individuals, the value of β was close to zero (Table 3), indicating that the effect of ΔSSH on the survival probabilities was null or very low; ΔSSH explained 58.5% of the variation in survival over time for all breeding states, and 88.2% of the temporal variation in survival for first-time breeders and inexperienced breeders.

Mean body mass varied with experience, breeding state, and year (all P's < 0.001; Appendix A). Among breeders and nonbreeders, experienced individuals had higher body mass than inexperienced ones (Appendix B). The pattern of variation of body mass across years differed between breeding states (significant interaction, year × state; Appendix A). However, a model in which survival was a function of body mass (Table 1; [S^r_{mass}, p^{14}_{t+}, ψ^{rs}_{t+}]) was not preferred over model ($S^r_{\Delta SSH}$, p^{14}_{t+}, ψ^{rs}_{t+}). For each state, the 95% confidence intervals for the slopes of the relationships between survival and body mass included zero. This suggested that body mass during breeding did not affect survival estimated during the following year. A model with an additive effect of ΔSSH and body mass on survival ($S^r_{\Delta SSH+mass}$, p^{14}_{t+}, ψ^{rs}_{t+}) was not preferred over model ($S^r_{\Delta SSH}$, p^{14}_{t+}, ψ^{rs}_{t+}).

Using model ($S^r_{\Delta SSH}$, p^{14}_{t+}, ψ^{rs}_{t+}), we tested for an effect of ΔSSH ($S^r_{\Delta SSH}$, p^{14}_{t+}, $\psi^{rs}_{\Delta SSH}$) and body mass ($S^r_{\Delta SSH}$, p^{14}_{t+}, ψ^{rs}_{mass}) on state transition probabilities. Both models were clearly rejected ($w_i < 0.0001$; Table 1).

DISCUSSION

Experience had a significant, positive influence on survival and future breeding probabilities for both breeding and nonbreeding birds, confirming our first hypothesis. This result is consistent with previous findings on the Blue Petrel (Chastel et al. 1995*a*) and other long-lived species (see a review in Cam and Monnat [2000], Ainley [2002]) for which inexperienced breeders had a lower future probability of breeding than experienced breeders. First-time breeders had a lower survival probability than experienced breeders, which is also consistent with several other studies (Promislow 1991, Clutton-Brock et al. 1996, Cam and Monnat 2000). Among nonbreeders, survival probability did not seem to be affected by experience. In addition, we showed that, independently of the costs associated to reproduction, experience per se affected the life history of individuals, because inexperienced nonbreeders had lower future breeding probabilities than experienced nonbreeders.

For experienced individuals, we found evidence of positive phenotypic correlations between the components of fitness: breeders in year t showed a higher probability of surviving and breeding in year $t + 1$ than nonbreeders in year t. Positive covariation among life history traits is a common phenomenon in iteroparous animals (see a review in Cam et al. [1998], Sandercock et al. [2000], Yoccoz et al. [2002]). Positive phenotypic correlations between components of fitness may be caused by variation in resource availability across environments (individuals in better environments should exhibit higher reproductive and survival rates than individuals in poorer environments) or variations in individual quality. Because fitness parameters were estimated from only one colony where both breeders and nonbreeders were observable, and because birds, regardless of their status and experience, were exposed to the same environmental conditions, we suspect that positive correlations were more likely linked to differences in individual quality. In Blue Petrels, body condition may reflect individual quality because there is a positive correlation between reproductive performance and body condition (Chastel et al. 1995*b*). Thus, our findings support the prediction of Nur's (1988) model regarding the question of breeding vs. not breeding.

By contrast, for inexperienced individuals, we found evidence of negative phenotypic correlations: first-time breeders showed a lower probability of surviving than inexperienced nonbreeders, particularly during the years 1996, 1997, and 1999. This was particularly marked in 1996, with an exceptionally low survival probability (0.628 ± 0.068, mean ± 1 SE) for such a long-lived species. This result strongly supports the hypothesis of a reproductive cost on survival for inexperienced individuals. Nevertheless, first-time breeders in year t showed a higher probability of breeding in year $t + 1$ than inexperienced nonbreeders in year t. Given that we observed a reproductive cost on survival, one may expect a reproductive cost on future breeding probability. This paradox is resolved within

the framework of the selection hypothesis, which is supported by the results. First, there is evidence in the Blue Petrel that first-time breeders have a lower success probability mostly because their body condition is low compared to that of experienced breeders (Chastel et al. 1995*a*). Secondly, the variations in breeding frequency are partly explained by variations in body condition, individuals in good condition breeding more frequently than those in poor condition (Chastel et al. 1995*b*). Thus, the higher proportion of failed breeders among first-time breeders might reflect a higher proportion of individuals in poor condition (i.e., low-quality individuals). Given that the survival probability of first-time breeders was lower than the survival probability of inexperienced nonbreeders, these results suggest that selection might be operating on first-time breeders. The selection process on first-time breeders in year t implies that a higher proportion of high-quality individuals is present in year $t + 1$. This is consistent with the low survival probability for first-time breeders during the winter in 1996 and 1997, followed by high probabilities of breeding in 1996 and 1997. Thus, a large fraction of the low-quality individuals was probably removed from the population, and the high-quality individuals that remained had a high probability of breeding during the following summers. Similar patterns were observed for inexperienced nonbreeders and experienced nonbreeders, suggesting that selection also operated to a lesser degree within these portions of the population. The survival probabilities of inexperienced, but not experienced, individuals are negatively affected by poor environmental conditions, which is consistent with the hypothesis of a high proportion of low-quality individuals among the segment of the population that never attempted to breed. The values of the slopes between survival and ΔSSH for each state suggest that selection probably operates strongly on inexperienced individuals and is weak or null on experienced ones.

Because we estimated apparent mortality, which includes mortality and permanent emigration, the low apparent survival of inexperienced birds may also reflect high permanent emigration for individuals caught for the first time. We think that this is unlikely because no Blue Petrels banded in the study colony were captured outside the study colony during surveys on Mayes Island, although we cannot exclude the possibility that birds permanently emigrated to neighboring islands.

Our results support the hypothesis of an influence of environmental conditions on life history traits and on the costs of reproduction as predicted by Erikstad et al. (1998). First, survival probability for inexperienced individuals was correlated with environmental conditions. Second, the decrease in survival for first-time breeders was particularly pronounced during years with poor environmental conditions (1996 and 1997), suggesting that the costs of reproduction were enhanced during these years. In seabirds, the body condition of individuals deteriorates during breeding due to the energetic costs of incubation (during which individuals fast on the egg) and chick rearing (when individuals forage at sea to feed the young) (Warham 1990). Inexperienced individuals in poor condition that faced poor food conditions during or after breeding probably could not restore their physical conditions and suffered higher mortality. This could be due to poorer foraging efficiency and lower skill of young inexperienced birds, as established for the Herring Gull *Larus argentatus* (Greig et al. 1983). Although our results indicate that survival probabilities for each segment of the population were not related to body condition, we think that this does not necessarily refute our hypothesis. Indeed, our covariate (body condition during breeding) might not have been appropriate, because body condition varies importantly throughout the year (Warham 1990).

The relationships between survival probabilities and ΔSSH were strong and unequivocal (Fig. 4); ΔSSH explained >88% of the variation in survival for first-time breeders and inexperienced nonbreeders. This oceanographic variable seems to be a promising proxy of climate conditions when assessing the ecological effects of climate fluctuations on the population dynamics of seabirds, and perhaps marine mammals. It should be noted that the stratification of the studied population into breeding states clearly improved our understanding of the effect of environmental variability on survival.

In conclusion, our results show that first-time breeders pay a cost of reproduction in terms of survival. Although it is considered difficult to demonstrate a reproductive trade-off using correlative data (Reznick 1985), our results confirm those of Pyle et al. (1997) on the Western Gull *Larus occidentalis*, those of Tavecchia et al. (2001) on the Greater Flamingo *Phoenicopterus ruber roseus*, and those of Tavecchia et al. (2003) on Soay sheep *Ovis aries*, who also found costs of first reproduction for young individuals. It should be noted that age was not taken into account because we did not have information on age of the subjects, but that some of the ''first-time breeder'' effect may be due to age effects, as suggested by other studies (Pyle et al. 1997) in which first-time breeders paid a higher survival cost if they attempted to breed at a young age. First reproduction may act as a filter, selecting individuals of higher quality. The increase in survival with experience would correspond to a progressive disappearance of phenotypes of lesser quality, although the improvement of performance within individuals may contribute marginally to the observed patterns at the population level. Variation in sea surface height, reflecting food availability, in the winter following reproduction is probably a major factor of selection. The mortality among first-time breeders was particularly enhanced when food availability was low, indicating higher costs of reproduction during these years. Following these high-intensity selection events,

a higher proportion of high-quality individuals remained in the population, which resulted in an increase of the probability of breeding during the next summer. More stratified models, accounting for part of the remaining heterogeneity among experienced breeders, would permit estimation of the intensity of selection on experienced individuals.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank R. Zotier, S. Morin, E. Ausilio, P. Lemaire, E. Buffard, X. Hindermeyer, T. Chaurand, N. Pingzon du Sel, J.-P. Sarthou, F. Genevois, O. Chastel, B. Fillon, L. Ackerman, J. Bried, F. Mougeot, T. Mougeay, D. Beauvais, B. Labidoire, P. Bocher, G. Fradet, F. Jiguet, O. Duriez, J. Juin, S. Caulle, D. Secondi, D. Pinaud, S. Spaggiari, S. Chamaillé, C. Vanpe, O. Villa, N. Delelis, V. Chartendrault, J.-L. Chil, and C. Marteau for their contribution to the monitoring program of Blue Petrels on Mayes Island. Filtered SSH data were kindly supplied by Y. H. Park from the Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris, France). Special thanks to D. Besson for data processing, J.-D. Lebreton, R. Pradel, R. Choquet, and O. Gimenez for assistance with data analysis, and O. Chastel for stimulating discussions. This study was supported by the Institut Polaire Français Paul Emile Victor (IPEV, Program Number 109), and by the Terres Australes et Antarctiques Françaises.

LITERATURE CITED

Ainley, D. G. 2002. The Adélie Penguin: bellwether of climate change. Columbia University Press, New York, New York, USA.

Anderson, D. R., K. P. Burnham, and W. L. Thompson. 2000. Null hypothesis testing: problems, prevalence, and an alternative. Journal of Wildlife Management **64**:912–923.

Barbraud, C., and H. Weimerskirch. 2003. Density and climate shape the population dynamics of a top predator. Proceedings of the Royal Society of London B **270**:2111–2116.

Boyce, M. S., and C. M. Perrins. 1987. Optimizing Great Tit clutch size in a fluctuating environment. Ecology **68**:142–153.

Bradley, J. S., and R. D. Wooller. 1991. Philopatry and age of first-breeding in long-lived birds. Proceedings of the International Ornithological Congress **20**:1657–1665.

Brownie, C., J. E. Hines, J. D. Nichols, K. H. Pollock, and J. B. Hestbeck. 1993. Capture–recapture studies for multiple strata including non-Markovian transition probabilities. Biometrics **49**:1173–1187.

Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference. Springer-Verlag, New York, New York, USA.

Cam, E., J. E. Hines, J.-Y. Monnat, J. D. Nichols, and E. Danchin. 1998. Are adult nonbreeders prudent parents? The kittiwake model. Ecology **79**:2917–2930.

Cam, E., and J.-Y. Monnat. 2000. Apparent inferiority of first-time breeders in the kittiwake: the role of heterogeneity among age classes. Journal of Animal Ecology **69**:380–394.

Charnov, E. L., and J. R. Krebs. 1974. On clutch-size and fitness. Ibis **116**:217–219.

Chastel, O., H. Weimerskirch, and P. Jouventin. 1995*a*. Influence of body condition on reproductive decision and reproductive success in the Blue Petrel. Auk **112**:964–972.

Chastel, O., H. Weimerskirch, and P. Jouventin. 1995*b*. Body condition and seabird reproductive performance: a study of three petrel species. Ecology **76**:2240–2246.

Cherel, Y., P. Bocher, C. Trouvé, and H. Weimerskirch. 2002. Diet and feeding ecology of blue petrels *Halobaena caerulea* at Iles Kerguelen, Southern Indian Ocean. Marine Ecology Progress Series **228**:283–299.

Choquet, R., A.-M. Reboulet, R. Pradel, O. Gimenez, and J.-D. Lebreton. 2003*a*. U-Care user's guide, Version 2.0. Mimeographed document, CEFE/CNRS, Montpellier, France. ⟨ftp://ftp.cefe.cnrs-mop.fr/biom/Soft-CR/manual.doc⟩

Choquet, R., A.-M. Reboulet, R. Pradel, O. Gimenez, and J.-D. Lebreton. 2003*b*. User's manual for M-SURGE 1.0. Mimeographed document, CEFE/CNRS, Montpellier, France. ⟨ftp://ftp.cefe.cnrs-mop.fr/biom/Soft-CR/manual.doc⟩

Clobert, J., and J.-D. Lebreton. 1985. Dépendance de facteurs de milieu dans les estimations de taux de survie par capture–recapture. Biometrics **41**:1031–1037.

Clutton-Brock, T. H., I. R. Stevenson, P. Marrow, A. D. MacColl, A. I. Houston, and J. M. McNamara. 1996. Population fluctuations, reproductive costs and life-history tactics in female Soay sheep. Journal of Animal Ecology **65**: 675–689.

Coulson, J. C., and C. Thomas. 1985. Differences in the breeding performance of individual kittiwake gulls, *Rissa tridactyla*, (L.). Pages 489–503 *in* R. M. Sibly and R. H. Smith, editors. Behavioural ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK.

Curio, E. 1983. Why do young birds reproduce less well? Ibis **125**:400–404.

Drent, R., and S. Daan. 1980. The prudent parent: energetic adjustment in avian breeding. Ardea **68**:225–252.

Erikstad, K. E., P. Fauchald, T. Tveraa, and H. Steen. 1998. On the cost of reproduction in long-lived birds: the influence of environmental variability. Ecology **79**:1781–1788.

Forslund, P., and T. Pärt. 1995. Age and reproduction in birds—hypotheses and tests. Trends in Ecology and Evolution **10**:374–378.

Goodman, D. 1974. Natural selection and a cost ceiling on reproductive effort. American Naturalist **108**:247–267.

Greig, S. A., J. C. Coulson, and P. Monaghan. 1983. Age related differences in foraging in the Herring Gull (*Larus argentatus*). Animal Behaviour **31**:1237–1243.

Lebreton, J.-D., K. P. Burnham, J. Clobert, and D. R. Anderson. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. Ecological Monographs **62**:67–118.

Le Quéré, C., L. Bopp, and I. Tegen. 2002. Antarctic circumpolar wave impact on marine biology: a natural laboratory for climate change study. Geophysical Research Letters **29**:14585–14588.

Lewis, M. R., W. G. Harrison, N. S. Oakey, D. Hebert, and T. Platt. 1986. Vertical nitrate fluxes in the oligotrophic ocean. Science **234**:870–873.

McNamara, J. M., and A. I. Houston. 1996. State-dependent life histories. Nature **380**:215–221.

Newton, I. 1986. The sparrowhawk. T. & A.D. Poyser, Calton, UK.

Nichols, J. D., J. E. Hines, K. H. Pollock, R. L. Hinz, and W. A. Link. 1994. Estimating breeding proportions and testing hypotheses about costs of reproduction with capture–recapture data. Ecology **75**:2052–2065.

Nichols, J. D., and W. L. Kendall. 1995. The use of multistate capture–recapture models to address questions in evolutionary ecology. Journal of Applied Statistics **22**:835–846.

Nur, N. 1984. Increased reproductive success with age in the California gull: due to increased effort or improvement of skill? Oikos **43**:407–408.

Nur, N. 1988. The cost of reproduction in birds: an examination of the evidence. Ardea **76**:155–168.

Orzack, S. H., and S. Tuljapurkar. 2001. Reproductive effort in variable environments, or environmental variation *is* for the birds. Ecology **82**:2659–2665.

Park, Y. H. 2001. Interannual sea level variability in the Southern Ocean within the context of global climate change. AVISO Newsletter/Jason Science Plan **8**:95–96.

Pradel, R., C. M. A. Wintrebert, and O. Gimenez. 2003. A proposal for a goodness-of-fit test to the Arnason-Schwarz multisite capture–recapture model. Biometrics **59**:43–53.
Promislow, D. E. L. 1991. Senescence in natural populations of mammals: a comparative study. Evolution **45**:1869–1887.
Pyle, P., N. Nur, W. J. Sydeman, and S. D. Emslie. 1997. Cost of reproduction and the evolution of deferred breeding in the western gull. Behavioral Ecology **8**:140–147.
Reid, J. M., E. M. Bignal, S. Bignal, D. I. McCracken, and P. Monaghan. 2003. Age-specific reproductive performance in red-billed choughs *Pyrrhocorax pyrrhocorax*: patterns and process in a natural population. Journal of Animal Ecology **72**:765–776.
Reznick, D. 1985. Costs of reproduction: an evaluation of the empirical evidence. Oikos **44**:257–267.
Roff, D. A. 1992. The evolution of life histories. Chapman and Hall, New York, New York, USA.
Saether, B.-E. 1990. Age-specific variation in the reproductive performance of birds. Current Ornithology **7**:251–283.
Sandercock, B. K., S. R. Beissinger, S. H. Stoleson, R. R. Melland, and A. R. Hughes. 2000. Survival rates of a neotropical parrot: implications for latitudinal comparisons of avian demography. Ecology **81**:1351–1370.
SAS Institute. 1999. SAS user's guide. Version 8.02. SAS Institute, Cary, North Carolina, USA.
Schemper, M. 1990. The explained variation in proportional hazards regression. Biometrika **77**:216–218.
Schwarz, C. J., J. F. Schweigert, and A. N. Arnason. 1993. Estimating migration rates using tag-recovery data. Biometrics **49**:177–193.
Stearns, S. C. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press, Oxford, UK.
Tavecchia, G., T. Coulson, B. J. T. Morgan, J. Pemberton, J. Pilkington, and T. H. Clutton-Brock. 2003. Predictors of reproductive costs in Soay sheep: a multistate capture–recapture analysis. Euring [European Union for Bird Ringing] Technical Meeting 2003. Radolfzell, Germany. ⟨http://www.euring.org/conferences/abstract-EURING2003.pdf⟩
Tavecchia, G., R. Pradel, V. Boy, A. R. Johnson, and F. Cézilly. 2001. Sex- and age-related variation in survival and cost of first reproduction in Greater Flamingos. Ecology **82**:165–174.
Uz, B., J. Yoder, and V. Osychny. 2001. Pumping of nutrients to ocean surface waters by the action of propagating planetary waves. Nature **409**:597–600.
Vaupel, J. W., and A. I. Yashin. 1985. Heterogeneity's ruses: some surprising effects of selection on population dynamics. American Statistician **39**:176–185.
Viallefont, A., E. G. Cooch, and F. Cooke. 1995*a*. Estimation of trade-offs with capture–recapture models: a case study on the lesser snow goose. Journal of Applied Statistics **22**: 847–861.
Viallefont, A., F. Cooke, and J.-D. Lebreton. 1995*b*. Age-specific costs of first-time breeding. Auk **112**:67–76.
Warham, J. 1990. The petrels: their ecology and breeding systems. Academic Press, London, UK.
Weimerskirch, H. 1990. The influence of age and experience on breeding performance of the Antarctic fulmar, *Fulmarus glacialoides*. Journal of Animal Ecology **59**:867–875.
Williams, G. C. 1966. Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. American Naturalist **100**:687–690.
Wilson, C., and D. Adamec. 2002. A global view of biophysical coupling from SeaWiFS and TOPEX satellite data, 1997–2001. Geophysical Research Letters **29**(8):1257. [doi:10.1029/2001GL014063]
Wooller, R. D., J. S. Bradley, I. J. Skira, and D. L. Serventy. 1989. Short-tailed Shearwater. Pages 405–417 *in* I. Newton, editor. Lifetime reproduction in birds. Academic Press, London, UK.
Wooller, R. D., J. S. Bradley, I. J. Skira, and D. L. Serventy. 1990. Reproductive success of short-tailed shearwaters *Puffinus tenuirostris* in relation to their age and breeding experience. Journal of Animal Ecology **59**:161–170.
Yoccoz, N. G., K. E. Erikstad, J. O. Bustnes, S. Hanssen, and T. Tverra. 2002. Costs of reproduction in common eiders (*Somateria mollissima*): an assessment of relationships between reproductive effort and future survival and reproduction based on observational and experimental studies. Journal of Applied Statistics **29**:57–64.

APPENDIX A

A table presenting results of a mixed-model ANOVA testing the effects of breeding state (breeder vs. nonbreeder), experience (inexperienced vs. experienced), year, and their interactions on body mass of Blue Petrels is available in ESA's Electronic Data Archive: *Ecological Archives* E086-034-A1.

APPENDIX B

Figures showing variation in the mean body condition (± SE) of (a) experienced breeders and first-time breeders and (b) experienced nonbreeders and inexperienced nonbreeders across years is available in ESA's Electronic Data Archive: *Ecological Archives* E086-034-A2.

Antarctic birds breed later in response to climate change

Christophe Barbraud* and Henri Weimerskirch

Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, Unité Propre de Recherche 1934 du Centre National de la Recherche Scientifique, 79360 Villiers en Bois, France

Edited by Gordon H. Orians, University of Washington, Seattle, WA, and approved March 1, 2006 (received for review December 2, 2005)

In the northern hemisphere, there is compelling evidence for climate-related advances of spring events, but no such long-term biological time series exist for the southern hemisphere. We have studied a unique data set of dates of first arrival and laying of first eggs over a 55-year period for the entire community of Antarctic seabirds in East Antarctica. The records over this long period show a general unexpected tendency toward later arrival and laying, an inverse trend to those observed in the northern hemisphere. Overall, species now arrive at their colonies 9.1 days later, on average, and lay eggs an average of 2.1 days later than in the early 1950s. Furthermore, these delays are linked to a decrease in sea ice extent that has occurred in eastern Antarctica, which underlies the contrasted effects of global climate change on species in Antarctica.

Antarctica | phenology | seabirds | sea ice

Climate change is expected to have an impact on the phenology (the study of the timing of seasonal activities of biological events) of organisms living in seasonal environments (1, 2). Analyses of long-term phenological data sets have indeed revealed significant phenological trends linked to large-scale climatic signals, such as the North Atlantic Oscillation, and weather conditions such as spring temperatures (3–5). In general, these trends indicate that spring activities such as first arrival of migrant birds or earlier sprouting of plants have occurred progressively earlier since the mid-20th century in response to increasing temperatures. However, there is a major geographical bias among these phenological studies. Indeed, the overwhelming majority of the studies have been conducted in the northern hemisphere, particularly in Europe and North America. To our knowledge, no such long-term biological time series exist for the southern hemisphere and particularly not for the Antarctic fauna. This bias is problematic because observed climate changes differ between both hemispheres (6), and, consequently, the phenological responses might differ.

Here, we analyze the only long-term record of phenological events for all species of seabirds breeding in continental Antarctica. This record offers an unusual and unique opportunity to observe long-term changes of arrival and egg-laying dates in relation to climate trends in the southern hemisphere.

Results and Discussion

Of nine seabird species for which dates of first arrival and first egg laying have been recorded at the Dumont d'Urville Station (lat 66°70′S, long 140°00′E) in Adélie Land (Fig. 1) over the period 1950–2004, four species tended to arrive later, with shifts ranging from 5.2 to 30.6 days, and two species bred later, with shifts ranging from 2.8 to 3.7 days (Fig. 2). All other species also tended to arrive and breed later, but the trends were not statistically significant at the 0.05 level. Overall, species now arrive at their colonies an average of 9.1 days (SE of 3.6 days) later and lay eggs an average of 2.1 days (SE of 1.4 days) later than in the early 1950s. In contrast, the only significant trend toward earlier laying (3.8-day shift) was for the south polar skua (*Catharacta maccormicki*), which mainly predates eggs and chicks of Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*), whereas the other species forage at sea for fish, crustaceans, and squid (7).

We found no significant relationship between phenological events and average air temperatures for the month preceding species-specific arrival and laying dates. Large-scale climatic indices that quantify Antarctic climatic conditions [i.e., the Southern Annular Mode (Fig. 3*A*) and the Southern Oscillation Index (Fig. 3*B*) (8, 9)] were also not related to changes in phenological events, except for the Cape petrel (*Daption capense*), for which dates of first arrival and first egg laying were negatively related to the Southern Oscillation Index ($r^2 = 0.196$, $P = 0.0047$ and $r^2 = 0.242$, $P = 0.0058$, respectively). Because sea ice extent has a profound influence on marine productivity and seabird dynamics (10–12), we used the only existing long-term proxy for sea ice extent in East Antarctica before the satellite era (Fig. 3*D*) (13). Regression analyses between sea ice extent and phenological variables indicate that the date of first arrival was negatively related to sea ice extent for four species and that the date of first egg laying was negatively related to sea ice extent for three species (Fig. 4). A metaanalysis in which the slopes of regressions were considered as measures of effect size confirmed that the mean slope of arrival date versus sea ice extent significantly departed from the null model that assumes no change as a function of sea ice extent [one sample Student's t test of mean slope against 0; $t(16) = 2.577$; P (two-tailed) $= 0.02$].

Our results contrast with phenological changes observed in the northern hemisphere, where increasing spring temperatures are likely to have had pronounced effects on nearly all phenophases. For birds, spring warming is likely to have increased the availability of food supplies, resulting in earlier arrival and laying dates (2). In East (and continental) Antarctica, no major warming or cooling has occurred since the early 1950s, contrary to what has been observed in the northern hemisphere or in western Antarctica (6, 14). However, the large (12–20%) reduction in sea ice extent since the 1950s (13) has been associated with a decline in abundances of krill and other marine organisms (10, 11, 15), which are major food resources for most Antarctic seabirds (7). Their decline may be driving the observed delays in bird arrival and breeding. In addition, the duration of the sea ice season tended to increase by >40 days in eastern Antarctica since the late 1970s (Fig. 3*E*) (16). Although these contrasting trends seem counterintuitive, recent research suggests that sea ice extent is connected to large-scale features of the global climate system (such as the Southern Oscillation Index or the Southern Annular Mode), whereas the length of the sea ice season is connected to more regional features such as temperature (17). Because late sea ice breakup is known to delay access to colonies (18, 19) and food resources at sea, it may also explain Antarctic seabirds' tendency to arrive and reproduce later. Therefore, we suggest that decreasing sea ice extent and

Conflict of interest statement: No conflicts declared.

This paper was submitted directly (Track II) to the PNAS office.

*To whom correspondence should be addressed. E-mail: barbraud@cebc.cnrs.fr.

© 2006 by The National Academy of Sciences of the USA

www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0510397103

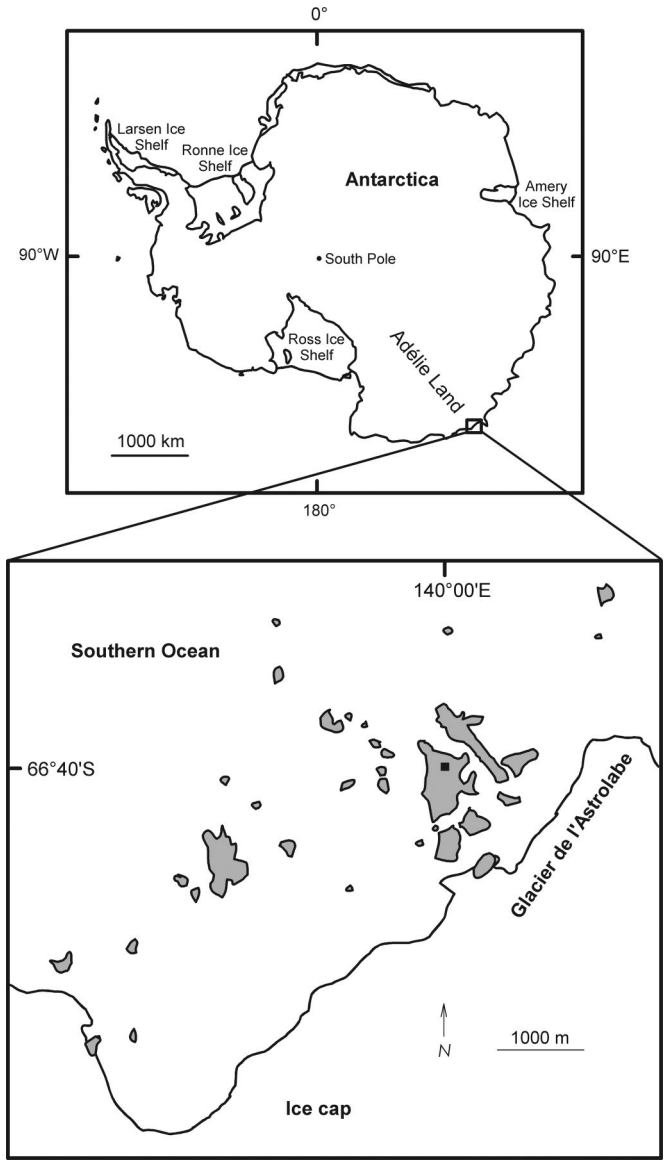

Fig. 1. Map indicating the location of Adélie Land in Antarctica and the study sites near Dumont d'Urville. Most seabird species nest and are studied on the largest island, where the Dumont d'Urville research station is located (square).

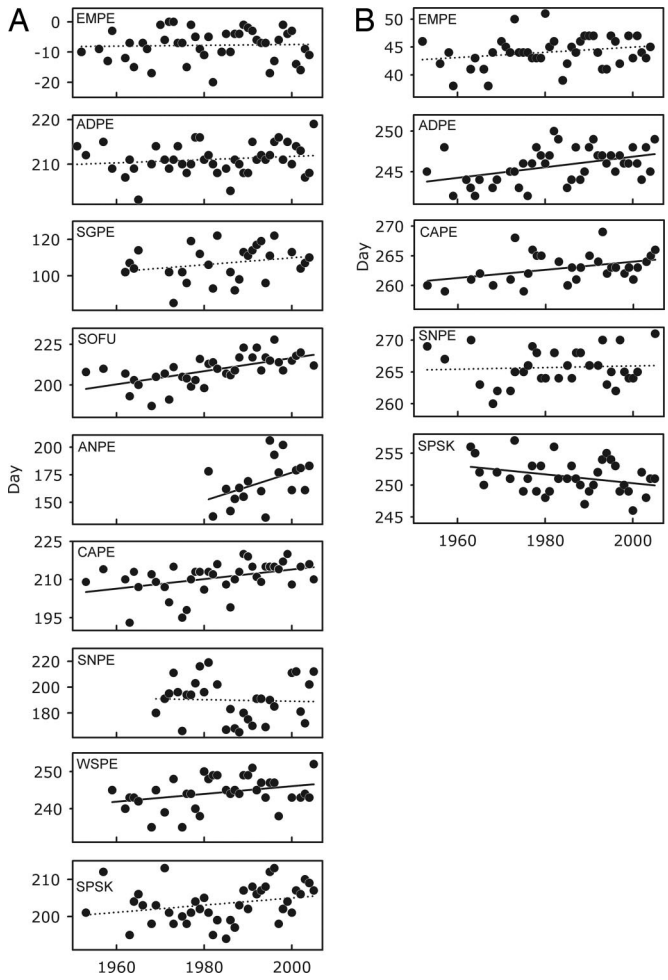

Fig. 2. Phenological changes. (*A*) Dates of first arrival for the emperor penguin, *Aptenodytes forsteri* (EMPE) ($r^2 = 0.001$; $P = 0.81$); Adélie penguin, *P. adeliae* (ADPE) ($r^2 = 0.03$; $P = 0.30$); southern giant petrel, *M. giganteus* (SGPE) ($r^2 = 0.06$; $P = 0.20$); southern fulmar, *F. glacialoides* (SOFU) ($r^2 = 0.38$; $P < 0.001$); Antarctic petrel, *T. antarctica* (ANPE) ($r^2 = 0.21$; $P = 0.04$); Cape petrel, *D. capense* (CAPE) ($r^2 = 0.17$; $P = 0.01$); snow petrel, *Pagodroma nivea* (SNPE) ($r^2 = 0.001$; $P = 0.83$); Wilson's storm petrel, *O. oceanicus* (WSPE) ($r^2 = 0.11$; $P = 0.05$); and south polar skua *C. maccormicki* (SPSK) ($r^2 = 0.07$; $P = 0.09$). (*B*) Dates of laying of first eggs. Data are shown for EMPE ($r^2 = 0.12$; $P = 0.11$), ADPE ($r^2 = 0.19$; $P < 0.01$), CAPE ($r^2 = 0.16$; $P = 0.03$), SNPE ($r^2 = 0.004$; $P = 0.73$), and SPSK ($r^2 = 0.11$; $P = 0.05$). Regression lines indicate significance of the trends (solid line, $P < 0.05$; dotted line, $P > 0.05$).

increasing sea ice season duration have reduced the quantity and accessibility of the food supplies available in early spring and may partly explain the delays observed in arrival and laying dates, with seabirds needing more time to build up the reserves necessary for breeding (20). However, sea ice extent only explained up to 24% of the variance in arrival or egg-laying dates. Given that none of the other climatic factors examined were related to arrival date or to laying date of first eggs, there are other factor(s) that are more important than sea ice extent in determining arrival and laying dates.

This unique data set for the southern hemisphere shows clearly that responses of Antarctic seabirds are opposite to those observed in the northern hemisphere and the Arctic but consistent with climatic and oceanographic changes in eastern Antarctica. The consequences of delayed phenology could be serious for these top predators if they become less synchronized with the phenology of their food supplies (21). Interestingly, the 9.1-day delay in arrival at the colonies and the 2.1-day delay in the date of laying of the first egg represent, on average, a 7-day compression of the prelaying period when birds set up territories and court and females make their egg(s). The time needed by females to make their egg is probably under strong physiological constraints, and thus, presumably, the duration needed for setting up territories and/or courting decreased, suggesting some plasticity in the timing of these activities. The fact that Antarctic top predators already respond to environmental changes by shifts in their population dynamics (12, 22, 23) and phenology raises some fascinating questions about how they will be affected by ongoing climatic trends. Because southern shifts in the distribution of Antarctic species are extremely limited by the presence of the Antarctic ice cap, unless microevolutionary responses to climate change progress with sufficient speed, these species may be unable to respond appropriately to changes occurring in their breeding area and therefore may be

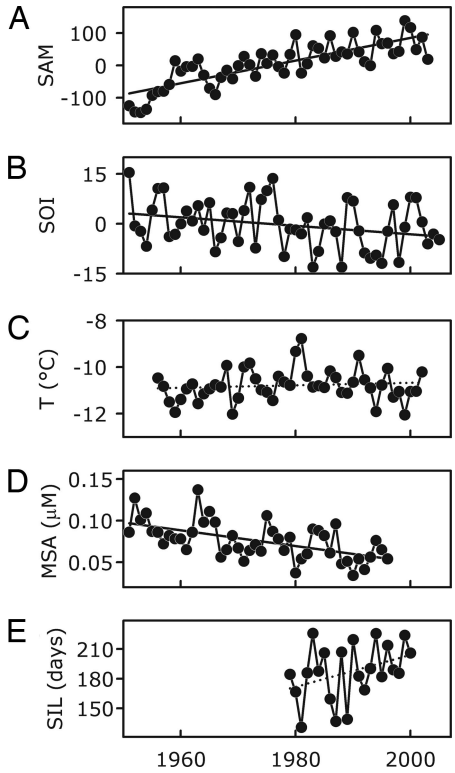

Fig. 3. Climate changes. (*A*) Southern Annular Mode (SAM) ($r^2 = 0.65$; $P < 0.001$) as defined in ref. 9. (*B*) Southern Oscillation Index (SOI) ($r^2 = 0.08$; $P = 0.03$). (*C*) Average annual air temperatures recorded at the Dumont d'Urville meteorological station (1956–2002) ($r^2 = 0.01$; $P = 0.47$). (*D*) Methanesulfonic acid concentration (MSA) ($r^2 = 0.32$; $P < 0.001$) as a proxy for sea ice extent from an ice core in East Antarctica (13). Values were redrawn from ref. 13. (*E*) Sea ice season length (SIL) for the sector 136°E to 142°E and north of 65°S ($r^2 = 0.13$; $P = 0.09$). Data are from ref. 16; updates were kindly provided by C. L. Parkinson (NASA Goddard Space Flight Center, Greenbelt, MD). Regression lines indicate significance of the trends (solid line, $P < 0.05$; dotted line, $P > 0.05$).

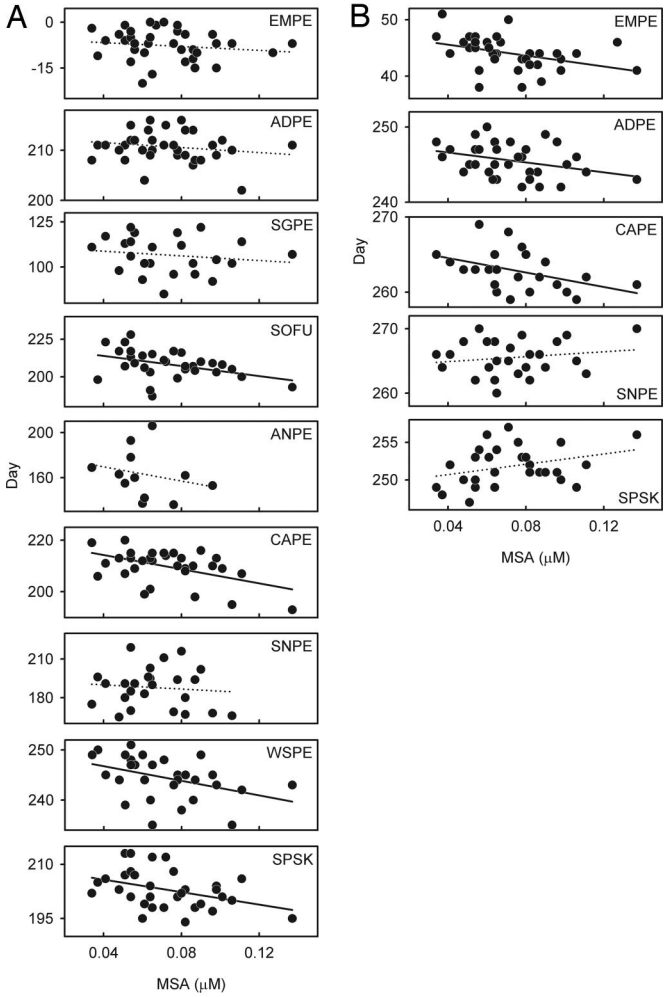

Fig. 4. Phenological changes and sea ice extent. (*A*) Dates of first arrival advanced significantly with increasing sea ice extent for the southern fulmar ($r^2 = 0.17$; $P = 0.02$), Cape petrel ($r^2 = 0.24$; $P = 0.004$), Wilson's storm petrel ($r^2 = 0.17$; $P = 0.02$), and south polar skua ($r^2 = 0.16$; $P = 0.03$). (*B*) Dates of laying of first eggs advanced significantly with increasing sea ice extent for the emperor penguin ($r^2 = 0.15$; $P = 0.02$), Adélie penguin ($r^2 = 0.12$; $P = 0.05$), and Cape petrel ($r^2 = 0.19$; $P = 0.04$). Solid lines indicate significant ($P < 0.05$) regressions. Abbreviations are as described in the legend of Fig. 2.

disproportionately negatively affected by current climate changes.

Materials and Methods

Phenological Data. Since 1950, the dates of first arrival of the nine seabird species breeding in Antarctica and the dates of laying of first eggs from five of these species have been recorded by ornithologists wintering almost each year at the Dumont d'Urville Station in Adélie Land, Antarctica, generating the longest phenological data set available for Antarctic species. First arrival dates and first egg-laying dates were recorded as part of a long-term study of top predators at Adélie Land. The Antarctic petrel (*Thalassoica antarctica*) is the only Antarctic seabird species not breeding at Dumont d'Urville. However, a large breeding colony (nearly 4,000 breeding pairs) is situated ≈110 km from Dumont d'Urville (24), and the species is regularly seen in the surroundings of the station. Consequently, first arrival dates for all of the nine species of Antarctic seabirds were used in the analysis. For three species (southern giant petrel, *Macronectes giganteus*; southern fulmar, *Fulmarus glacialoides*; and Wilson's storm petrel, *Oceanites oceanicus*), egg-laying dates were not recorded either because these species breed in low numbers, and access to colonies was limited to minimize disturbance, or because of their cryptic nesting. Because all breeding colonies are situated in the vicinity of the research station and because the observer was permanently in the field (weather permitting), we are very confident in the precision of arrival and egg-laying dates. Although the methodological uncertainties for the observations have not been quantified, the precision of the observations is probably ±1 day.

Statistical Analyses. To correct for fluctuations in the calendar date of the vernal equinox over the study period, phenological events were reported and expressed as the time elapsed since the vernal equinox for each year of the data set (25). In the metaanalysis, the slopes of regressions were considered as measures of effect size, and Kolmogorov–Smirnov tests confirmed that the slopes were distributed normally ($P > 0.66$).

We thank all of the people involved in the monitoring programs of seabirds in Terre Adélie since 1950; C. L. Parkinson for providing updates of the sea ice season length data; Météo France for the meteorological data of Dumont d'Urville; A. Lagarde and D. Besson for data management; and J. Croxall, C.-A. Bost, O. Chastel, Y. Cherel, M. Nevoux, and D. Pinaud for comments on the manuscript. This work was supported over the past 55 years by Expéditions Polaires Françaises, Institut Polaire Paul Emile Victor (Research Program 109), and Terres Australes et Antarctiques Françaises.

1. Beebee, T. J. C. (1995) *Nature* **374,** 219–220.
2. Crick, H. Q. P., Dudley, C., Glue, D. E. & Thomson, D. L. (1997) *Nature* **388,** 526.
3. Walther, G. R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J. C., Fremont, J.-M., Hoegh-Guldberg, O. & Bairlein, F. (2002) *Nature* **416,** 389–395.
4. Parmesan, C. & Yohe, G. (2003) *Nature* **421,** 37–42.
5. Root, T. L., Price, J. T., Hall, K. R., Schneider, S. H., Rosenzweig, C. & Pounds, A. J. (2003) *Nature* **421,** 57–60.
6. Houghton, J. T., Ding, Y., Griggs, D. J., Noguer, M., van der Linden, P. J. & Xiaosu, D., eds. (2001) *Climate Change 2001: The Scientific Basis* (Cambridge Univ. Press, Cambridge, U.K.).
7. Ridoux, V. & Offredo, C. (1989) *Polar Biol.* **9,** 137–145.
8. Liu, J., Yuan, X., Rind, D. & Martinson, D. G. (2002) *Geophys. Res. Lett.* **29,** 24–30.
9. Thompson, D. W. V. & Solomon, S. (2002) *Science* **296,** 895–899.
10. Nicol, S., Pauly, T., Bindoff, N. L., Wright, S., Thiele, D., Hosie, G. W., Strutton, P. G. & Woehler, E. (2000) *Nature* **406,** 504–507.
11. Loeb, V., Siegel, V., Holm-Hansen, O., Hewitt, R., Fraser, W., Trivelpiece, W. & Trivelpiece, S. (1997) *Nature* **387,** 897–900.
12. Croxall, J. P., Trathan, P. N. & Murphy, E. J. (2002) *Science* **297,** 1510–1514.
13. Curran, M. A. J., van Ommen, T. D., Morgan, V. I., Phillips, K. L. & Palmer, A. S. (2003) *Science* **302,** 1203–1206.
14. Vaughan, D. G., Marshall, G. J., Connolley, W. M., King, J. C. & Mulnavey, R. (2001) *Science* **293,** 1777–1779.
15. Atkinson, A., Siegel, V., Pakhomov, E. & Rothery, P. (2004) *Nature* **432,** 100–103.
16. Parkinson, C. L. (2002) *Ann. Glaciol.* **34,** 435–440.
17. Parkinson, C. L. (2004) *Antarct. Sci.* **16,** 387–400.
18. Gaston, A. J. & Hipfner, M. (1998) *Can. J. Zool.* **76,** 480–492.
19. Ainley, D. G. (2002) *The Adélie Penguin: Bellwether of Climate Change* (Columbia Univ. Press, New York).
20. Chastel, O., Weimerskirch, H. & Jouventin, P. (1995) *Ecology* **76,** 2240–2246.
21. Buse, A., Dury, S. J., Woodburn, R. J. W., Perrins, C. M. & Good, J. E. G. (1999) *Funct. Ecol.* **13,** Suppl. 1, 74–82.
22. Barbraud, C. & Weimerskirch, H. (2001) *Nature* **411,** 183–186.
23. Gross, L. (2005) *PLoS Biol.* **3,** 557–561.
24. Barbraud, C., Delord, K., Micol, T. & Jouventin, P. (1999) *Polar Biol.* **21,** 146–150.
25. Sagarin, R. (2001) *Nature* **414,** 600.

Journal of Applied Ecology

British Ecological Society

Journal of Applied Ecology 2008, **45**, 1460–1467 doi: 10.1111/j.1365-2664.2008.01537.x

Demographic response of a population of white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* to climate and longline fishery bycatch

Christophe Barbraud[1]*, Cédric Marteau[1], Vincent Ridoux[2], Karine Delord[1] and Henri Weimerskirch[1]

[1]*Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, UPR 1934 CNRS, 79360 Villiers en Bois, France; and* [2]*Centre de Recherche sur les Ecosystèmes Littoraux Anthropisés, UMR 6217 CNRS-IFREMER-Université La Rochelle, Avenue Michel Crépeau, 17042 La Rochelle, France*

Summary

1. Fisheries can affect non-target species through bycatch, and climate change may act simultaneously on their population dynamics. Estimating the relative impact of fisheries and climate on non-target species remains a challenge for many populations because the spatio-temporal distribution of individuals remains poorly known and available demographic information is incomplete.

2. We used population survey data, capture–mark–recapture methods, population modelling and the demographic invariant method to investigate the effects of climate and fisheries on the demography of a predator species affected by bycatch. These complementary approaches were used to help account for different sources of uncertainty.

3. The white-chinned petrel *Procellaria aequinoctialis* is the commonest seabird species killed by longline fisheries in the Southern Ocean. Petrel breeding success was positively related to the fishing effort for Patagonian toothfish *Dissosticus eleginoides*. El Niño events negatively affected adult survival with a time lag of 3 years. Fishing efforts for toothfish and hake (*Merluccius* spp.) were negatively related to petrel recruitment, suggesting that fisheries-induced mortality strongly impacted younger age classes. Lambda estimated from matrix population models was below replacement ($0{\cdot}964 \pm 0{\cdot}026$), and the number of breeding pairs declined by ≈ 37% in 21 years. This decline was probably caused by low survival of both young age classes and adults.

4. The Crozet archipelago, Southern Indian Ocean, population size was estimated at ≈ 170 000 individuals in the early 1980s, and would be severely affected by any additional source of mortality that approached 8000 individuals per year. The number of petrels killed by the toothfish fishery alone exceeded this threshold during the late 1990s and early 2000s, but has declined well below this since 2003.

5. *Synthesis and applications*. Complementary approaches suggest that both longline fishery bycatch and climate have a significant impact on the size of the Southern Ocean white-chinned petrel population. Stopping or reversing climate change will be a very slow process, and may be impossible. Therefore, we recommend a reduction in bycatch to help the populations recover. Further information on the status of individuals caught in longlines is required to understand the demographic processes involved.

Key-words: survival, demographic invariants, El Niño, longline fishing, population model, *Procellaria aequinoctialis*, recruitment

Introduction

Increasing industrialization of fisheries and expansion into new areas have resulted in intense harvesting of fish stocks, alteration of the structure and functioning of marine ecosystems (Jackson *et al.* 2001; Pauly *et al.* 2002), and increasing numbers of marine vertebrates becoming entangled or hooked accidentally by fishing gear intended for commercial target species (Lewison *et al.* 2004). This bycatch has been implicated in population declines of several species of

*Correspondence author. E-mail: barbraud@cebc.cnrs.fr

© 2008 The Authors. Journal compilation © 2008 British Ecological Society

marine predators (Mangel 1993; Weimerskirch, Brothers & Jouventin 1997). Conservation measures such as seasonal closure or technical improvements have been implemented to minimize bycatch in several ocean regions (Kraus *et al.* 1997; Robertson *et al.* 2006). Despite this progress, the population-level and ecosystem effects of bycatch remain poorly understood.

Several studies worldwide have documented an impact of climate on population dynamics through local weather and large-scale climatic phenomena (Stenseth *et al.* 2002; Dulvy *et al.* 2008). Both climate and fisheries can affect the dynamics of marine predators, and effective management actions rely on an understanding of the respective magnitude of the population-level effect of these threats and their respective effects on specific life-history stages. However, very few studies have disentangled the effects of fisheries and climate on vital rates of species affected by bycatch (Nel *et al.* 2003; Frederiksen *et al.* 2004; Rolland, Barbraud & Weimerskirch 2008), and the direct link between fisheries and observed population declines has been hard to establish (Guenette *et al.* 2006). Our understanding of the consequences of fisheries bycatch on non-target species has improved for marine megafauna (albatrosses, whales), but less charismatic species have received less attention, although some are caught in large numbers in fisheries, and changes in their abundance may have important ecological consequences (Lewison *et al.* 2004). Efficient mitigation measures implemented to reduce bycatch often increase costs for fishing companies, which may prevent the implementation of the mitigating technology in the fisheries of developing nations (Lewison *et al.* 2004). In addition, funds allocated to reduce mortality for some non-target species may be at the expense of other non-target species with higher conservation concerns. In this context, bycatch can be considered as exploited populations (Lebreton 2005), and the theoretical basis for harvesting renewable resources can be utilized to explore the sustainability of the dynamics and interactions between natural mechanisms and bycatch. The logic here is that it might not be necessary to reduce bycatch to zero but to reduce bycatch to a sustainable level relative to the dynamics of the population affected by bycatch (Williams, Nichols & Conroy 2002).

The white-chinned petrel *Procellaria aequinoctialis* Linnaeus 1758 population is an interesting case study in the context of bycatch problems since it is by far the most common seabird species killed by fishing activities in the Southern Ocean (Robertson *et al.* 2006). Large numbers are killed in longline fisheries targeting Patagonian toothfish *Dissosticus eleginoides* Smitt 1898 (Nel, Ryan & Watkins 2002; Favero *et al.* 2003) and hake *Merluccius* spp. (Barnes, Ryan & Boix-Hinzen 1997). As many as 94% of seabirds estimated killed in the Kerguelen and Crozet archipelagos toothfish longline fisheries since 1997 were white-chinned petrels (Weimerskirch, Capdeville & Duhamel 2000; Delord *et al.* 2005). Although it is estimated that hundreds of thousands of pairs are breeding worldwide (Brooke 2004), detailed and complete surveys are lacking on the major breeding grounds. The species was moved from an IUCN listing of Lower Risk/Near Threatened to Vulnerable in 2000 (Birdlife International 2000) following recent declines observed at sea (Woehler 1996) and at a breeding colony in South Georgia (Berrow, Wood & Prince 2000), combined with tens of thousands of individuals caught in fisheries each year. These declines may be related to fishing activities around their breeding and non-breeding grounds, but changes in demographic parameters in relation to climate fluctuations have never been investigated in this species. In addition, because breeding population sizes and demographic parameters are poorly known, and because there is little information on the at-sea distribution during the non-breeding season, it has been difficult to estimate the impact of fisheries related mortality on the dynamics of the white-chinned petrel population.

Here we use population survey data, capture–mark–recapture (CMR) methods, matrix population modelling and a method based on demographic invariants to investigate the effect of climate and fisheries on the demography of white-chinned petrels at Crozet archipelago, Southern Indian Ocean. The aims of this study are: (i) to estimate the demographic parameters and to determine the relative impact of climate and fisheries on the vital rates using a 20-year data set of life history data; (ii) to develop a matrix population model allowing us to explore the impact of climate and fisheries on the population rate of increase (λ); (iii) to validate this model using population survey data; (iv) to assess whether the fisheries-induced additional source of mortality is sustainable or not for this population; and (v) to conduct population projections with different levels of fishing effort and climate change.

Methods

SPECIES ECOLOGY, STUDY AREA AND FIELD DATA

White-chinned petrels nest in more of less aggregated burrows, forming relatively dense colonies (Brooke 2004). Visits to the colonies start before dusk and continue during the first part of the night. Birds return to colonies in September and lay their single egg in November. Chicks hatch in January and fledge in April. During breeding, males and females alternate foraging trips at sea and feed on fish, krill and squid (Ridoux 1994; Catard, Weimerskirch & Cherel 2000).

Fieldwork was conducted at Possession Island (46°25′S, 51°45′E; *c.* 17 × 13 km), Crozet archipelago (Supplementary Material Fig. S1), between 1983 and 2004. Since 1985, 75 burrows have been inspected annually during breeding. Every year, all adult birds captured in the study burrows were marked with a stainless steel band during egg incubation, and all chicks were marked just before fledging. Two visits during the early incubation period (December), one visit at hatching (January) and one visit just before fledging (March) allowed each marked individual to be identified and its breeding success measured.

The total number of burrows and breeding pairs on Possession Island and the Crozet archipelago were estimated in 1983 and 2004 (Supplementary Material Appendix S1).

POPULATION MODELLING

We chose a simple age/stage structured matrix population model (Supplementary Material Appendix S2) as this allowed us to assess the importance of the basic demographic parameters without going

beyond the limits of the data. The resulting matrix model was a linear, time varying matrix **A** that provides the parameters for projecting a vector **n** that gives the numbers of individuals in each age/stage from time t to $t + 1$ as $\mathbf{n}_{t+1} = \mathbf{A}_t\mathbf{n}_t$ (Caswell 2001).

The matrix model was run with various values of first year survival, starting with the one estimated from return rates, to find the value that provided the best fit to the data. Secondly, we performed a sensitivity analysis of the population growth rate, λ, to changes in the lower level demographic parameters using arcsin-scaled variance-stabilized sensitivities (Link & Doherty 2002). Thirdly, a life-table response experiment (Caswell 2001) was performed to quantify the contribution of the vital rates for which we had enough data to estimate their temporal variation to variability in λ (Supplementary Material Appendix S3). Finally, a stochastic matrix model was built using the relationships between vital rates and covariates to predict population growth under various scenarios of environmental change.

ESTIMATING BREEDING PARAMETERS AND JUVENILE SURVIVAL

Annual breeding success was estimated from the sample of 75 marked burrows as the proportion of eggs that fledged a chick. Age at first breeding was estimated from known aged individuals ringed as chicks that were observed breeding at the colony for the first time. Because petrels stay at sea during their first years of life, no CMR data is available for estimating juvenile and immature survival. The annual survival during the first years at sea was calculated to give the mean return rate observed in the study colony to 4 years, the minimum age at first breeding observed (Supplementary Material Appendix S2; Results).

ESTIMATING ADULT SURVIVAL AND RECRUITMENT

Field observations indicate that very few non-breeders were observed at the colony and that some individuals absent on the colony during a given year were seen again during the next or following breeding seasons. This is equivalent to temporary emigration from the study area which can be modelled using an unobservable state (Kendall & Nichols 2002). We thus defined two states: B, breeder and NB, non-breeder, and estimated adult annual survival, transition and recapture probabilities with multistate CMR models (Supplementary Material Appendix S4).

The recruitment probability was estimated using the CMR methodology developed by Pradel (1996) (Supplementary Material Appendix S4). The same recapture histories were used as for estimating survival but with only one state (B), as these models have not been developed for a multistate approach. Consequently, the parameters estimated were the probability that an individual breeding in a given year had not bred previously, and the recapture probability.

Survival and recruitment were estimated from a sample size of 248 individual capture histories. Recruitment was not estimated during the first 2 years of the study when the study colony was settled.

CLIMATE AND FISHERIES COVARIATES

Climatic fluctuations are often suspected of affecting populations through an indirect mechanism, where climate first affects primary production, this disturbance then being integrated along the trophic web up to predators (Frederiksen *et al*. 2004). In marine ecosystems, abundance data of prey consumed by predators are seldom available due to logistic constraints for sampling. We used proxies of the biotic production in the foraging zones which are strongly involved in controlling the quality of the physico-chemical environment available for the primary production (Wilson & Adamec 2002). Two factors believed to have consequences for the white-chinned petrel demographic parameters were fitted as covariates: (i) sea surface temperature anomalies (SSTA); and (ii) southern oscillation index (SOI). SOI is closely associated to El Niño and provides an index of oceanographic and climatic conditions over a large spatial scale, which is associated with changes in marine food webs (Comiso *et al*. 1993) and population dynamics (Barbraud & Weimerskirch 2003). SSTA influences seabird breeding ecology but at a smaller spatial scale than SOI (Croxall, Trathan & Murphy 2002). Using ring recoveries, diet and radio-tracking data on white-chinned petrels from Possession Island (Ridoux 1994; Weimerskirch *et al*. 1999; Catard *et al*. 2000), we restricted SSTA to the geographical regions frequented by petrels during specific time periods of the year (Supplementary Material Appendix S5 and Fig. S1). Since portions of the oceanographic anomalies associated with the SOI follow the eastward hemispheric course of the Antarctic Circumpolar Current and reach the western South Indian Ocean 3–4 years later (Xie *et al*. 2002), we investigated the effects of the SOI of the current year and the SOI with a lag of 3 and 4 years (SOI_{-3} and SOI_{-4}) as covariates.

White-chinned petrels are potentially vulnerable to encounters with longline vessels fishing for toothfish in the immediate vicinity of their breeding sites at Crozet, and for hake around coastal shelf-edge habitats of South Africa (Weimerskirch *et al*. 1999). We tested for effects of longline fishing efforts targeting toothfish and hake on demographic parameters. Effort data were extracted from several sources (Supplementary Material Appendix S5 and Fig. S1,) and were expressed as numbers of hooks set. We also tested for the effect of the minimum bycatch estimate (Supplementary Material Appendix S5) on survival and recruitment. Recruitment of breeders at the colony being an age-dependent process, we tested the effect of fisheries covariates on recruitment with a lag of 1 and 2 years (i.e. for each covariate, we tested the effect of the covariate in year $t - 1$ and $t - 2$ on recruitment in year t).

Since breeding individuals are known to catch bait while following vessels targeting toothfish (Catard *et al*. 2000), we predicted a positive effect of fishing effort for toothfish on breeding success. Given the large numbers of white-chinned petrels killed in fisheries, and the mean age of individuals found dead in longline vessels from both hake and toothfish fisheries (~4 years, $n = 6$, H. Weimerskirch and D. Besson, unpublished data), we predicted a negative effect of fishing effort and bycatch estimate on adult survival and recruitment. We had no a priori prediction on the effect of climatic covariates on demographic parameters.

DEMOGRAPHIC INVARIANT METHOD

Although matrix population models are useful to assess the importance of covariates on the population dynamics, it is seldom possible to account for all possible sources of uncertainty. We therefore used the demographic invariant method (Niel & Lebreton 2005) as an alternative modelling approach to assess the impact of bycatch (Supplementary Material Appendix S6).

All estimates reported in the text are ±1 standard error (SE).

Results

BREEDING POPULATION SIZE

In 1983, 9582 burrows were counted, giving an estimated number of 7707 breeding pairs. In 2004, the number of burrows counted

Table 1. Results of the final reduced mixed model showing variables with significant effects on annual breeding success of white-chinned petrels at Possession Island between 1986 and 2004. Test statistics (*F* and *P* values) are type III, and *df* (numerator, denominator) for fixed effects were estimated using the Satterthwaite approximation. Goodness-of-fit: $\chi^2/df = 0{\cdot}91$. Variance components plus their SE are shown for random effects

Effect	*F*	*df*	*P*	Estimate	SE
Fixed effects					
Intercept	15·76	1, 27·35	< 0·001	–2·657	0·669
Trend	8·92	1, 18·28	0·008	0·387	0·130
Trend^2	5·99	1, 14·01	0·028	–0·014	0·006
TOOTH	4·69	1, 14·68	0·047	0·387	0·179
Random effects					
Burrow				0·155	0·134
Year				0·248	0·189
Residual variance				0·909	0·066

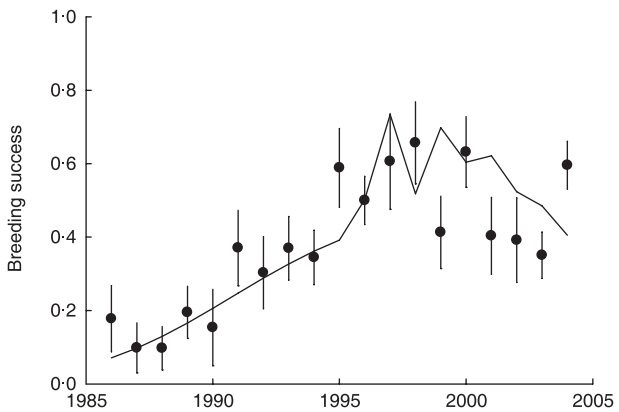

Fig. 1. White-chinned petrel breeding success at Possession Island as a function of year. Regression line is estimated from the statistical model in Table 1. Error bars indicate SE.

was 7531, and the number of breeding pairs was estimated at 5321. Burrow detection probability (Supplementary Material Appendix S1) was estimated in 2004 at 0·92 ± 0·02 (CI_{95}: 0·88–0·95). Assuming a constant detection probability, the number of breeding pairs was estimated at 8377 (CI_{95}: 8020–8733) and 5783 (CI_{95}: 5538–6028) in 1983 and 2004, respectively. The number of breeding pairs declined by 37·1% in 21 years, corresponding to a λ of 0·983 ± 0·001 (i.e. an average rate of decline of 1·76% per year), lower than 1 ($z = 12{\cdot}16$, $P < 0{\cdot}001$).

BREEDING SUCCESS

The mean breeding success during the period 1986–2004 was 38·2% (± 4·2). Breeding success increased nonlinearly during the study period (Table 1), varying around an average of 51·4% since 1995 (Fig. 1). None of the climate covariates were found to affect breeding success (Table 1). Fishing effort for toothfish had a positive effect on breeding success (Table 1). The generalized linear mixed effect model including the effects of these significant variables explained 68·5% of the variance in breeding success. The random effect for burrow identity accounted for 11·8% of the total variance in breeding success (calculated as the sum of the burrow identity, year and residual variance components).

Table 2. Modelling the impact of climatic and fishery covariates on survival. *T* and *T* respectively indicate linear and quadratic trends; *df* (numerator, denominator)

Model	*F*	*df*	*P*	Slope	CI_{95}
S_T	2·432	1, 16	0·138		
S_{T+T^2}	4·262	2, 15	0·034		
S_{SOI}	0·073	1, 16	0·792		
S_{SOI-3}	60·39	1, 16	< 0·001	2·640	0·631–4·650
S_{SOI-4}	0·870	1, 16	0·365		
S_{SSTALT}	0·628	1, 16	0·439		
S_{SSTAST}	0·001	1, 16	1		
S_{SSTAw}	0·143	1, 16	0·710		
S_{TOOTH}	0·005	1, 16	0·500		
S_{HAKF}	0·983	1, 16	0·168		
S_{NKILL}	0·369	1, 16	0·276		

AGE AT FIRST BREEDING AND JUVENILE SURVIVAL

The mean observed age at first breeding was 6·1 years (± 0·3, $n = 16$, min = 4, max = 9). Most (87·5%) individuals were observed breeding for the first time between 4 and 7 years of age. Only 16 (4%) of the 401 chicks ringed since 1986 were observed as breeding recruits in the colony. Excluding the last 7 years of the study for which the recruitment process was not terminated, the average return rate was 9%, and the average annual juvenile survival was low and estimated at 39·3% with a low precision (SE = 29·2%).

ADULT SURVIVAL

The GOF test indicated that the Jolly–Move model fitted the data satisfactorily ($\chi^2_{63} = 136{\cdot}33$, $P = 0{\cdot}97$). Modelling the recapture probability indicated that it was constant across years (Supplementary Material Table S1), and high (0·826 ± 0·057, CI_{95}: 0·686–0·911). Transition probabilities varied according to state but not year. Local survival of adults was estimated at 0·895 ± 0·019 (CI_{95}: 0·851–0·928). Transitions between states were not random. Non-breeders in year *t* were less likely to become breeders in year $t + 1$ (0·178 ± 0·058) than breeders in year *t* (0·766 ± 0·042).

Only SOI_{-3} was related to the probability of adult survival (Table 2), and explained 73·3% of its variability. Adult survival was positively related to SOI_{-3} (Fig. 2), indicating that adult survival decreased 3 years after El Niño events. The effect of SOI_{-3} was strong, the *F*-test remaining significant after correction of the *P* value using the Bonferroni method.

RECRUITMENT

The GOF test of the more general model $p_t\gamma_t$, where *p* and γ are respectively the capture and seniority (1-recruitment) probabilities, was significant ($\chi^2_{63} = 136{\cdot}33$, $P < 0{\cdot}001$). The lack of fit was due to Test 2.Ct ($\chi^2_{16} = 83{\cdot}15$, $P < 0{\cdot}001$), indicating

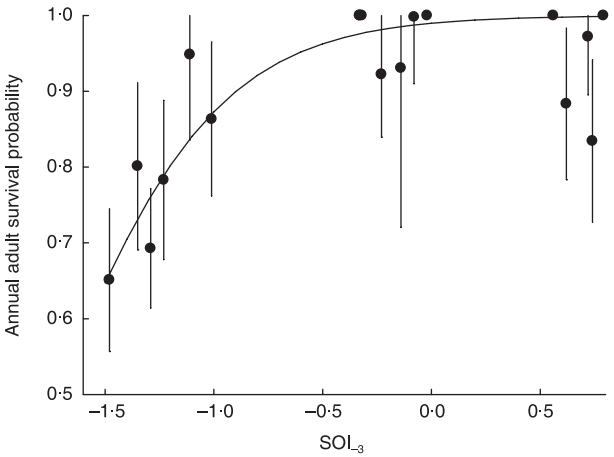

Fig. 2. White-chinned petrel adult survival at Possession Island as a function of SOI_{-3}. Regression line is estimated from a statistical model on a logit scale, and point estimates are with full variation over time. Error bars indicate SE.

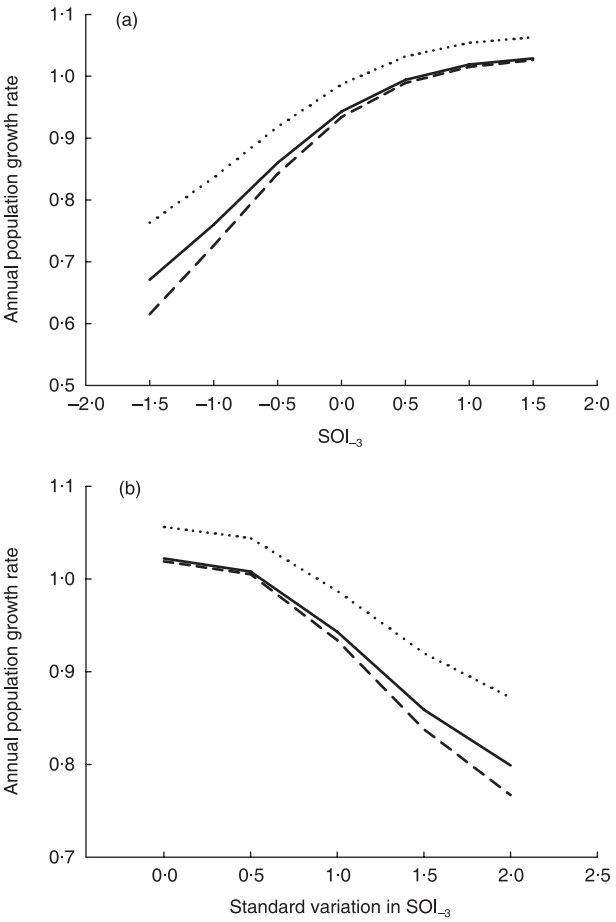

Fig. 3. Mean projected growth rate of the white-chinned petrel population of Possession Island from a stochastic matrix model as a function of a change in (a) mean SOI_{-3}, and (b) standard deviation of SOI_{-3}. Plain line indicates the current effect of fisheries, dashed line a doubling of fishing effort of both toothfish and hake fisheries, and dotted line no effect of fisheries.

that individuals captured in year t were more likely to be captured in year $t + 1$ than those not captured in year t. Following Lebreton *et al.* (1992), we made use of the over-dispersion factor ($\hat{c} = 2{\cdot}164$).

Model selection indicated that recapture probability was constant and recruitment time-dependent. As expected, fisheries covariates negatively affected recruitment probability in year t, but also in year $t + 1$ and $t + 2$ (Supplementary Material Table S2). Most important was the effect of the toothfish fishery with a lag of 1 year, which remained significant using a Bonferroni corrected P value, and which explained 53·2% of the variability in recruitment. The number of individuals killed also negatively affected the recruitment probability in year $t + 1$ and $t + 2$ (Supplementary Material Table S2), and this effect remained nearly significant after using the Bonferroni method.

POPULATION MODELLING

The asymptotic properties of the matrix model with time-varying parameters were used for the starting age distribution of the simulation model. With a juvenile survival of 0·393, the predicted λ over the study period was $0{\cdot}907 \pm 0{\cdot}026$, lower than 1 ($z = 3{\cdot}58$, $P < 0{\cdot}001$). True juvenile survival must be much higher since we did not take into account the probability of detecting returning birds and of permanent emigration, and only a small part of the entire population was monitored. The best fit to the observed λ was obtained for a value of juvenile survival of 0·7. The sensitivity analysis of λ to demographic parameters showed that it is mainly sensitive to adult survival which showed the most important contribution to the variance of λ (Supplementary Material Table S3).

Incorporating the improvement in breeding success observed since 1995 in the population model and keeping other parameter values and their variance constant, achieved $\lambda \approx 1$. Using the mean values of SOI, toothfish and hake fishing efforts during the last 3 years of the study achieved $\lambda = 0{\cdot}99$, indicating that the population is still declining at a slow rate of 1% per year. The stochastic model indicated that the projected mean λ was strongly dependent both on variations in the mean and variability of SOI_{-3} and fisheries activities (Fig. 3). When fisheries are operating, λ is more sensitive to a decrease of the mean or to an increase of the variance of SOI_{-3}. It is likely that if the fisheries continue to operate at current levels the population will probably not recover unless SOI_{-3} increases importantly. If the fisheries continue to operate and SOI_{-3} decreases, it is likely that the population will decrease dramatically. A doubling of fishing efforts would strongly impact λ for decreasing, but not increasing, values of SOI_{-3}.

POTENTIAL EXCESS GROWTH

Using the estimated average age at first breeding (6·1) and adult annual survival (0·895), we obtained $\lambda_{max} = 1{\cdot}094$. On Possession Island, burrows were only found on 5° to 30° vegetated slopes at a maximum altitude of 200 m above sea level, and average density was 0·0714 breeding pairs 100 m^{-2}. The estimated surface area favourable for petrels on the other

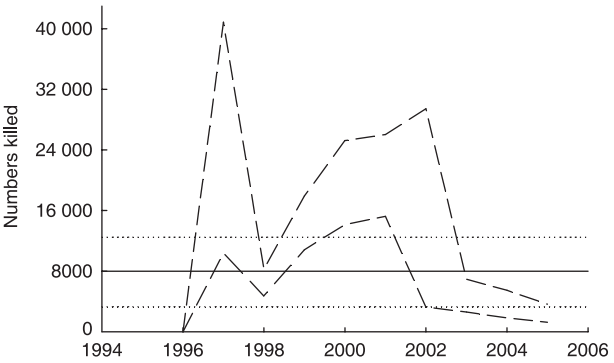

Fig. 4. Numbers of white-chinned petrels killed by the longline toothfish fishery in the CCAMLR areas 58·6 and 58·4·4 (dashed lines). Upper and lower dashed lines indicate maximum and minimum estimates, respectively. Horizontal lines indicate the potential excess growth. Solid line represents the mean estimate and pointed lines represent minimum and maximum estimates.

islands of the Crozet archipelago was about $25 \cdot 10^6$ m^2, yielding 23 600 (min 9800; max 36 800) breeding pairs. Based on the matrix population model, the population size of the entire archipelago was estimated at 106 700 individuals (min 44 300; max 166 300). Taking into account the decline of the population of 37% in 21 years, the population size in the early 1980s was 169 300 individuals (min 70 300; max 264 000). Given these numbers, any additional source of mortality that approaches 8000 (min 3300; max 12 500) individuals will be a source of serious concern for this population.

The minimum estimates of the numbers of white-chinned petrels killed by the toothfish fishery around the Crozet archipelago exceeded 8000 individuals in 1997, 1999, 2000 and 2001 (Fig. 4), but numbers killed have declined below 8000 since 2003. Using the most conservative approach, the numbers killed still exceeded 12 500 in 2000 and 2001.

Discussion

This study is among the first to use simultaneously several modelling approaches to examine the effects of climate and fisheries on the population dynamics of a marine vertebrate. Results suggest that the breeding population size of the most frequently accidentally killed seabird species in the Southern Ocean has decreased by ≈ 37% in 21 years at one of its main breeding locality. This adds to a growing body of evidence for declining populations of white-chinned petrels with a 28% decline of occupied burrows at Bird Island, South Georgia between 1978 and 1998 (Berrow *et al.* 2000), and a 86% decline of at-sea densities in the Prydz Bay area between 1980 and 1992 (Woehler 1996). There is strong inference for this decreasing trend at Crozet since both approaches used to estimate λ (direct survey, matrix modelling) led to a λ lower than 1. Climate and longline fisheries probably contributed to the population decline, highlighting the complexity of the impact of global changes on animal populations and the fact that fishery, oceanographic and climate conditions act in combination to influence seabird demography.

The negative effects of fishing effort and bycatch estimates on recruitment probability suggest a negative effect on the number of recruits through juvenile and immature survival. This coincides well with the mean age of birds found dead in longline vessels targeting toothfish (~4 years), and by the very low numbers of ringed chicks recruited in the study population, although this could partly reflect some immigration to other areas. Higher vulnerability of younger individuals to fishing gear has been observed in other seabird species (Murray *et al.* 1993; Gales, Brothers & Reid 1998; Bregnballe & Frederiksen 2006). Younger birds may (i) spend more time in areas with high longlining efforts than adult birds, (ii) be less efficient foragers than adults and may therefore attempt to fish behind vessels more frequently, (iii) be more hungry than adults and take more risks behind vessels, and (iv) be less experienced than adults in foraging behind vessels without getting hooked.

Adult survival was relatively lower than in the closely related Cory's shearwater *Calonectris diomedea* Scopoli 1769 (0·927, Mougin, Jouanin & Roux 2000) and Westland petrel *Procellaria westlandica* Falla 1946 (0·965, Waugh *et al.* 2006). This may reflect permanent emigration from the study colony (which we were not able to estimate), or species to species variation. Contrary to our prediction, we did not detect an effect of fishing effort on adult survival. It is possible that our assumption of a fishing effort proportional to the bycatch proportion of the population was false. This may be the case if mitigation measures to reduce incidental mortality exist, or if the relationship between fishing effort and bycatch mortality is not linear with a threshold value attained at high fishing efforts. However, we did not find a significant relationship between numbers caught and adult survival, mitigation measures have only been systematically implemented since 2001 (Delord *et al.* 2005), and as explained above and coherent with this finding, few adults died by getting caught in longlines.

Adult mortality decreased 3 years after El Niño events. This result adds to a growing body of evidence that large-scale environmental conditions influence the demography of marine predators (e.g. Thompson & Ollason 2001; Votier *et al.* 2005). El Niño conditions are frequently associated with warmer sea surface temperature in the Crozet basin with a lag (Xie *et al.* 2002), which negatively affect primary production through a limitation of surface-mixing reducing the upward nutrient supply (Sedwick *et al.* 2002; Behrenfeld *et al.* 2006), and may therefore affect petrels indirectly by altering food availability. There is recent evidence for a propagating mode of SOI evolving eastward from the eastern Pacific into the southern Atlantic basin (Tourre & White 2005), with warm sea surface temperature occurring in the South Atlantic about 2·5 years after El Niño events and affecting the demographic performances of Antarctic fur seals *Arctocephalus gazella* Peters 1875 at South Georgia (Forcada *et al.* 2005). Some climate models forced by future greenhouse warming suggest an increased El Niño frequency and intensity (Merryfield 2006), and our prospective study suggests that an increase in the intensity or the variability of El Niño events may have negative impacts on the populations of white-chinned petrels.

Breeding success increased during the study period, but this increase may only concern the study colony where a rat control programme has been conducted since the late 1980s (Jouventin, Bried & Micol 2003). Breeding success is still probably low elsewhere where no rat control has been undertaken. Residual variations of breeding success around the increasing trend were due to fluctuations in fishery activities, which positively affected breeding success. This is in accordance with studies on the foraging ecology of breeding white-chinned petrels at Possession Island. In 1997, remains of Patagonian toothfish were recorded in 40% of stomach samples collected after foraging trips, and preys associated with fisheries (bait, toothfish) were present in 70% of the chick's food samples (Catard *et al*. 2000). No fishery waste was found between 1981 and 1983 within the same population (Ridoux 1994) when no longline fishery was active. Positive relationships between breeding success and fishery activities are known from other seabird species (e.g. Oro 1999; Tuck *et al*. 2001). This may indicate that some species directly benefit from offal resulting from increased fishing activities, although a purely correlative pattern cannot be excluded. Nevertheless, given the small contribution of breeding success to λ, the effect of fisheries through breeding success is small, and might even be negative on a long-term scale if fish stocks are overexploited and the structure of food webs is affected.

Although our results suggest an effect of climate on the dynamics of this petrel population, there was still some uncertainty for an effect of fisheries originating from the fact that immature survival could not be estimated from CMR data and the effect of fishing effort on this parameter could not be directly tested. Further evidence for a negative effect of mortality in fisheries on the population dynamics comes from the demographic invariant method. Numbers killed by just the toothfish fishery exceeded the potential excess growth during several years, indicating that this fishery negatively impacted the population. These are conservative figures since we could only estimate the numbers killed by the toothfish fishery, the total numbers killed being underestimated. The potential excess growth is very sensitive to the value of β which was not estimated in our study but taken from Wade (1998). In the future, the value of β could be increased (decreased) to adjust the potential excess growth if the population increases (decreases) while still experiencing a known level of incidental mortality. The decrease in the numbers killed since 2002 probably reflects the effect and improvement of recent conservation measures including seasonal closure, streamer lines and line weighting (Delord *et al*. 2005).

To conclude, our results suggest that both climate fluctuations and fisheries affected the population dynamics of white-chinned petrels. Because of the diversity and plasticity of the foraging strategies of marine top predators at the species and population levels (Weimerskirch 2007), more studies disentangling the effects of climate and fisheries on their dynamics are needed to understand the underlying processes. Better knowledge on the status (e.g. sex, age) and at-sea distribution of individuals caught in longlines is needed to facilitate our understanding of the demographic processes involved. This additional information could be modelled together with demographic and bycatch data using Bayesian integrated population modelling that would allow efficient use of information in the data and description of uncertainty (Punt *et al*. 2001, Maunder 2004). For white-chinned petrels, our and previous studies suggest that several actions (eradication of introduced predators, reducing bycatch) may help the populations to recover in the long term, depending on the future impact of climate.

Acknowledgments

We thank D. Besson for data management, M. Balesteros for help during surveys, P. Frigola, C-A. Bost, B. Lequette, C. Verheyden, C. Guinet, J-M. Coquillat, M. Salamolard, F. Lagarde, C. Boiteau, F. Cuenot-Chaillet, P. Lys, A. Catard, T. Lengagne, D. Aurès, T. Guionnet, J. Martin, G. Mabille, F. Bailleul, F. Pawlowski, P. Blanchard, M-H. Burle, Y. Perrot, G. Dorémus for their contribution to the long term monitoring, G. Duhamel and fishing observers for their contribution in estimating the numbers of petrels killed. We thank M. Frederiksen and two anonymous reviewers for comments on the manuscript. The work was supported by SARPC, TAAF, IPEV (program no. 109), REMIGE (ANR 2005 Biodiv-11).

References

Barbraud, C. & Weimerskirch, H. (2003) Climate and density shape population dynamics of a marine top predator. *Proceedings of the Royal Society, Series B*, **270**, 2111–2116.

Barnes, K.N., Ryan, P.G. & Boix-Hinzen, C. (1997) The impact of the hake *Merluccius* spp. longline fishery off South Africa on Procellariiform seabirds. *Biological Conservation*, **82**, 227–234.

Behrenfeld, M.J., O'Malley, R.T., Siegel, D.A., McClain, C.R., Sarmiento, J.L., Feldman, G.C., Milligan, A.J., Falkowski, P.G., Letelier, R.M. & Boss, E.S. (2006) Climate-driven trends in contemporary ocean productivity. *Nature*, **444**, 752–755.

Berrow, S.D., Wood, A.G. & Prince, P.A. (2000) Foraging location and range of white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* breeding in the South Atlantic. *Journal of Avian Biology*, **31**, 303–311.

Birdlife International (2000). *Threatened Birds of the World*. Birdlife and Lynx Editions, Barcelona, Spain.

Bregnballe, T. & Frederiksen, M. (2006) Net-entrapment of great cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* in relation to individual age and population size. *Wildlife Biology*, **12**, 143–150.

Brooke, M. (2004) *Albatrosses and Petrels Across the World*. Oxford University Press, Oxford, UK.

Caswell, H. (2001) *Matrix Population Models*. Sinauer Associates, Sunderland, MA, USA.

Catard, A., Weimerskirch, H. & Cherel, Y. (2000) Exploitation of distant Antarctic waters and close shelf-break waters by white-chinned petrels rearing chicks. *Marine Ecology Progress Series*, **194**, 249–261.

Comiso, J.C., McClain, C.R., Sullivan, C.W., Ryan, J.P. & Leonard, C.L. (1993) Coastal zone color scanner pigment concentrations in the southern ocean and relationships to geophysical surface features. *Journal of Geophysical Research*, **98**, 2419–2451.

Croxall, J.P., Trathan, P.N. & Murphy, E.J. (2002) Environmental change and Antarctic seabird populations. *Science*, **297**, 1510–1514.

Delord, K., Gasco, N., Weimerskirch, H., Barbraud, C. & Micol, T. (2005) Seabird mortality in the Patagonian toothfish longline fishery around Crozet and Kerguelen Islands, 2001–2003. *CCAMLR Science*, **12**, 53–80.

Dulvy, N.K., Rogers, S.I., Jennings, S., Stelzenmüller, V., Rye, S.R. & Skjoldal, H.R. (2008). Climate change and deepening of the North Sea fish assemblage: a biotic indicator of warming seas. *Journal of Applied Ecology*, **45**, 1029–1039.

Favero, M., Khatchikian, C.E., Arias, A., Rodriges, P., Canete, G. & Mariano-Jelicich, R. (2003) Estimates of seabird by-catch along the Patagonian Shelf by Argentine longline fishing vessels, 1999–2001. *Bird Conservation International*, **13**, 273–281.

Forcada, J., Trathan, P.N., Reid, K. & Murphy, E.J. (2005) The effects of global climate variability in pup production of Antarctic fur seals. *Ecology*, **86**, 2408–2417.

Frederiksen, M., Wanless, S., Harris, M.P., Rothery, P. & Wilson, L.J. (2004) The role of industrial fisheries and oceanographic change in the decline of North Sea black-legged kittiwakes. *Journal of Applied Ecology*, **41**, 1129–1139.

Gales, R., Brothers, N. & Reid, T. (1998) Seabird mortality in the Japanese tuna longline fishery around Australia, 1988–1995. *Biological Conservation*, **86**, 37–56.

Guenette, S., Heymans, S.J.J., Christensen, V. & Trites, A.W. (2006) Ecosystem models show combined effects of fishing, predation, competition, and ocean productivity on Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) in Alaska. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **63**, 2495–2517.

Jackson, J.B.C. *et al.* (2001) Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science*, **293**, 629–637.

Jouventin, P., Bried, J. & Micol, T. (2003) Insular bird populations can be saved from rats: a long-term experimental study of white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* on Ile de la Possession (Crozet Archipelago). *Polar Biology*, **26**, 371–378.

Kendall, W.L. & Nichols, J.D. (2002) Estimating state-transition probabilities for unobservable states using capture-recapture/resighting data. *Ecology*, **83**, 3276–3284.

Kraus, S.D. *et al.* (1997) Acoustic alarms reduce porpoise mortality. *Nature*, **338**, 525.

Lebreton, J.-D. (2005) Dynamical and statistical models for exploited populations. *Australian and New Zealand Journal of Statistics*, **47**, 49–63.

Lebreton, J.D. Burnham, K.R., Clobert, J. & Anderson, D.R. (1992) Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, **61**, 67–118.

Lewison, R.L., Crowder, L.B., Read, A.J. & Freeman, S.A. (2004) Understanding impacts of fisheries bycatch on marine megafauna. *Trends in Ecology & Evolution*, **19**, 598–604.

Link, W.A. & Doherty, P.F. (2002) Scaling in sensitivity analysis. *Ecology*, **83**, 3299–3305.

Mangel, M. (1993) Effects of high-seas driftnet fisheries on the Northern right whale dolphin (*Lissodelphis borealis*). *Ecological Applications*, **3**, 221–229.

Maunder, M.N. (2004) Population viability analysis based on combining Bayesian, integrated, and hierarchical analyses. *Acta Oecologica*, **26**, 85–94.

Merryfield, W. (2006). Changes to ENSO under CO_2 doubling in a multi-model ensemble. *Journal of Climate*, **19**, 4009–4027.

Mougin, J.L., Jouanin, C. & Roux, F. (2000) Demography of the Cory's shearwater *Calonectris diomedea* on Selvagem Grande. *Revue d'Ecologie la Terre et la Vie*, **55**, 275–290.

Murray, T.E., Bartle, J.A., Kalish, S.R. & Taylor, P.R. (1993) Incidental capture of seabirds by Japanese southern bluefin tuna longline vessels in New Zealand waters, 1988–1992. *Bird Conservation International*, **3**, 181–210.

Nel, D.C., Ryan, P.G. & Watkins, B.P. (2002) Seabird mortality in the Patagonian toothfish longline fishery around the Prince Edward Islands, 1996–2000. *Antarctic Science*, **14**, 151–161.

Nel, D.C., Taylor, F, Ryan, P.G. & Cooper, J. (2003) Population dynamics of the wandering albatross *Diomedea exulans* at Marion Island: longline fishing and environmental influences. *African journal of Marine Science*, **25**, 503–517.

Niel, C. & Lebreton, J.-D. (2005) Using demographic invariants to detect overharvested bird populations from incomplete data. *Conservation Biology*, **19**, 826–835.

Oro, D. (1999) Trawler discards: a threat or a resource for opportunistic seabirds? *Proceedings XXII International Ornithological Congress* (eds N.J. Adams & R.H. Slotow), pp. 717–730. Birdlife South Africa, Johannesburg, South Africa.

Pauly, D., Christensen, V., Guénette, S., Pitcher, T.J., Sumaila, R.U., Walters, C.J., Watson, R. & Zeller D. (2002) Towards sustainability in world fisheries. *Nature*, **418**, 689–695.

Pradel, R. (1996) Utilization of capture-mark-recapture for the study of recruitment and population growth rate. *Biometrics*, **52**, 703–709.

Punt, A.E., Smith, D.C., Thomson, R.B., Haddon, M., Xe, H. & Lyle, J.M. (2001) Stock assessment of the blue grenadier *Macruronus novaezelandiae* resource off south-eastern Australia. *Marine and Freshwater Research*, **52**, 701–717.

Ridoux, V. (1994) The diets and dietary segregation of seabirds at the sub-Antarctic Crozet Islands. *Marine Ornithology*, **22**, 76–82.

Robertson, G., McNeill, M., Smith, N., Wienecke, B., Candy, S. & Olivier, F. (2006) Fast-sinking (integrated weight) longlines reduce mortality of white-chinned petrels (*Procellaria aequinoctialis*) and sooty shearwaters (*Puffinus griseus*) in demersal longline fisheries. *Biological Conservation*, **132**, 458–471.

Rolland, V., Barbraud, C. & Weimerskirch, H. (2008) Combined effects of fisheries and climate on a migratory long-lived marine predator. *Journal of Applied Ecology*, **45**, 4–13.

Sedwick, P.N., Blain, S., Quéguiner, B., Griffiths, F.B., Fiala, M., Bucciarelli, E. & Denis, M. (2002) Resource limitation of phytoplankton growth in the Crozet Basin, Subantarctic Southern Ocean. *Deep-Sea Research II*, **49**, 3327–3349.

Stenseth, N.C., Mysterud, A, Ottersen, G., Hurrell, J.W., Chan, K.-S. & Lima, M. (2002) Ecological effects of climate fluctuations. *Science*, **297**, 1292–1296.

Thompson, P. & Ollason, J. (2001) Lagged effects of ocean climate change on fulmar population dynamics. *Nature*, **413**, 417–420.

Tourre, Y.M. & White, B.B. (2005) Evolution of the ENSO signal over the tropical Pacific-Atlantic domain. *Geophysical research Letters*, **32**, L07605.1–L07605.4.

Tuck, G.N., Polachek, T., Croxall, J.P. & Weimerskirch, H. (2001) Modelling the impact of fishery by-catches on albatross populations. *Journal of Applied Ecology*, **38**, 1182–1196.

Votier, S.C., Hatchwell, B.J., Beckerman, A., McCleery, R.H., Hunter, F.M., Pellatt, J., Trinder, M. & Birkhead, T.R. (2005) Oil pollution and climate have wide-scale impacts on seabird demographics. *Ecology Letters*, **8**, 1157–1164.

Wade, P.R. (1998) Calculating limits to the allowable human-caused mortality of cetaceans and pinnipeds. *Marine Mammal Science*, **14**, 1–37.

Waugh, S.M., Doherty, P.F., Freeman, A.N.D., Adams, L., Woods, G.C., Bartle, J.A. & Hedley, G.K. (2006) Demography of Westland petrels (*Procellaria westlandica*), 1995–2003. *Emu*, **106**, 219–226.

Weimerskirch, H. (2007) Are seabirds foraging for unpredictable resources? *Deep-Sea Research II*, **54**, 211–223.

Weimerskirch, H., Brothers, N. & Jouventin, P. (1997) Population dynamics of wandering albatross *Diomedea exulans* and Amsterdam albatross *D. amsterdamensis* in the Indian Ocean and their relationships with longline fisheries: conservation implications. *Biological Conservation*, **79**, 257–270.

Weimerskirch, H., Catard, A., Prince, P.A., Cherel, Y. & Croxall, J.P. (1999) Foraging white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* at risk: from the tropics to Antarctica. *Biological Conservation*, **87**, 273–275.

Weimerskirch, H., Capdeville, D. & Duhamel, G. (2000) Factors affecting the number and mortality of seabirds attending trawlers and longliners in the Kerguelen area. *Polar Biology*, **23**, 236–249.

Williams, B.K., Nichols, J.D. & Conroy, M.J. (2002) *Analysis and Management of Animal Populations*. Academic Press, San Diego, CA, USA.

Wilson, C. & Adamec, D. (2002) A global view of bio-physical coupling from SeaWiFS and TOPEX satellite data, 1997–2001. *Geophysical Research Letters*, **29**, 14063–14066.

Woehler, E.J. (1996) Concurrent decreases in five species of Southern Ocean seabirds in Prydz Bay. *Polar Biology*, **16**, 379–382.

Xie, S.-P., Annamalai, H., Schott, F.A. & McCreary J.P. Jr. (2002) Structure and mechanisms of South Indian Ocean climate variability. *Journal of Climate*, **15**, 864–878.

Received 6 February 2008; accepted 7 July 2008
Handling Editor: Morten Frederiksen

Supporting Information

Additional Supporting Information may be found in the online version of this article:

Fig. S1. Map of the study area.

Table S1. Modelling probabilities of recapture, transition and survival

Table S2. Modelling the impact of covariates on recruitment

Table S3. Sensitivity of λ to demographic parameters

Appendix S1. Estimating the number of breeding pairs

Appendix S2. Life-cycle diagram and matrix population model

Appendix S3. Estimating the contribution of the vital rates to variability in λ

Appendix S4. Estimating adult survival and recruitment

Appendix S5. Climatic and fisheries covariates

Appendix S6. Estimating the maximum annual growth rate

Please note: Blackwell Publishing are not responsible for the content or functionality of any supporting materials supplied by the authors. Any queries (other than missing material) should be directed to the corresponding author for the article.